



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EFFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN
ESPACIAL, TEMPORAL Y RASGOS ECOLÓGICOS DE LA
VEGETACIÓN EN LOS DESIERTOS SONORENSE (MÉXICO) Y DE
ATACAMA (CHILE)**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. EN C. BÁRBARA CAROLINA LARRAÍN BARRIOS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:
DR. HÉCTOR MANUEL HERNÁNDEZ MACÍAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO. SEPTIEMBRE 2019.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EFFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN
ESPACIAL, TEMPORAL Y RASGOS ECOLÓGICOS DE LA
VEGETACIÓN EN LOS DESIERTOS SONORENSE (MÉXICO) Y DE
ATACAMA (CHILE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. EN C. BÁRBARA CAROLINA LARRAÍN BARRIOS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. HÉCTOR MANUEL HERNÁNDEZ MACÍAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO. SEPTIEMBRE 2019.

OFICIO CPCB/881/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 27 de mayo de 2019, aprobó, el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS**, del Posgrado en Ciencias Biológicas a la alumna **LARRAÍN BARRIOS BÁRBARA CAROLINA** con número de cuenta **510450933** con la tesis titulada: **"EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL, TEMPORAL Y RASGOS ECOLÓGICOS DE LA VEGETACIÓN EN LOS DESIERTOS SONORENSE (MÉXICO) Y DE ATACAMA (CHILE)"**, bajo la dirección del **DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO**:

Presidente:	DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ
Vocal:	DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ
Secretario:	DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Suplente:	DR. JUAN CARLOS ÁLVAREZ YÉPIZ
Suplente	DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 20 de agosto de 2019

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIDAD DE POSGRADO

Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (231835).

Al Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP), UNAM.

A los miembros del comité tutor: Dr. José Alberto Búrquez Montijo (tutor principal), Dr. Héctor Hernández Macías, Dr. Carlos Martorell Delgado y Dr. Carlos Montaña Carubelli (Q.E.P.D.), por todas las observaciones, comentarios y sugerencias que permitieron enfocar y mejorar este trabajo.

AGRADECIMIENTOS a título personal

A la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad de crecer bajo su alero de ética, razón y pluralismo.

A Alberto Búrquez M. y Angelina Martínez Y., por todo su apoyo, tiempo y conocimiento compartido.

A la Dra. Enriquena Bustamante O. por sus comentarios y apoyo logístico a lo largo de todo el doctorado.

A Luis Faúndez Y., mi primera familia académica, quien siempre ha estado ahí para apoyarme en las buenas y en las malas, dispuesto a compartir su pasión por la botánica y quien me enseñó lo mágico que es el desierto. Gracias.

Mis agradecimientos a Héctor M. Hernández, mi segunda familia académica, quien siempre está presente con un buen consejo y que con la palabra y el ejemplo siempre ha estado para recordarme que la rigurosidad y la dedicación son fundamentales para obtener un buen resultado en cada aspecto de la vida.

A Juan Carlos Álvarez Y. por animarme siempre a continuar y por ayudarme cuando parecía que las plantas nada me querían contar. Gracias por estar siempre ahí y mostrarme la luz en las horas más oscuras de la tesis, ¡que no fueron pocas!.

A Carlos Martorell Delgado por su siempre amable disposición a ayudarme, por sus recomendaciones, consejos y apoyo permanentes.

A Carlos Montaña C., con quien compartí esa extraña situación de ser extranjero pero mexicano a la vez. Por toda su sabiduría, su tiempo y su devoción por la ecología de las zonas áridas.

A los miembros del Jurado, Dra. María del Carmen Mandujano, Dr. Carlos Martorell, Dr. Horacio Paz, Dr. Juan Carlos Álvarez y al Dr. Guillermo Ibarra, por las sugerencias y comentarios que permitieron mejorar el manuscrito.

Al Laboratorio de Ecología de Zonas Áridas y Semiáridas de la Estación Regional del Noroeste (ERNO), Hermosillo, por tantas aventuras académicas, la colaboración, los ánimos y las discusiones científicas, pero sobre todo, por la amistad. En particular a Jesús A. Bojórquez, Ricardo Félix, Juan C. Álvarez-Yépiz, Enriquena Bustamante O., Eugenio Larios, Onésimo Galaz y Mirsa Bojórquez mis más sinceros agradecimientos por tantos buenos momentos.

A Ramiro Bustamante por todo el apoyo y las facilidades logísticas brindadas en su laboratorio.

A Luis Faúndez, Aira Faúndez, Rodrigo Flores, Ricardo Félix y Rafa Lara por su apoyo logístico y en la toma de datos en campo.

A CALFLORA, Information on California Plants for Education, Research and Conservation y a Jon Rebman por el acceso a las bases de datos.

A Adrián Aguirre y Gabriela Lugo, por recibirme en su hogar en Baja California y mostrarme que otras formas de vivir son posibles.

A José Delgadillo R. y Rodrigo Fuster por su ayuda.

A mi familia, a mi madre Elisa y a mi hermano Felipe, por siempre alentarme a seguir los designios del corazón, por su apoyo incondicional, por siempre estar ahí. Al pequeño Tomás por llegar a este mundo y alegrar nuestras vidas. A mi hermano César por ayudarme a creer en lo imposible. A mis queridos Evelyn, Cristina y Lalo, que siempre llevo en el corazón. A todos ellos por su amor y apoyo que siempre me sostienen en pie.

A Rafa Lara. Sin ti habría sido difícil. Gracias por compartir tu tiempo y tus sueños conmigo.

Dedicatoria

A la Madre Naturaleza por su magnífica belleza y por ser una inagotable fuente de inspiración.

Índice

Agradecimientos

Dedicatoria

Índice

Resumen.....1

Abstract.....3

Capítulo I. Marco conceptual y presentación del trabajo.....5

Capítulo II. Estructura funcional de las comunidades vegetales de los desiertos de niebla de América (Baja California, México y Atacama, Chile).....17

Plant functional trait structure in two fog deserts of America. *Flora*, 243:1-10.....18

Capítulo III. Efectos de la topografía en la abundancia de especies y rasgos funcionales en los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California.....28

Topography shapes local plant community and trait structure in the extremely arid Atacama and the Baja California coastal fog deserts. *Enviado a Acta Oecologica*.....29

Capítulo IV. Proyección de los efectos del cambio climático en las comunidades vegetales de los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California.....65

Projecting climate change effects on plant communities in the coastal fog Baja California and Atacama deserts.....66

Capítulo V. Discusión y conclusiones generales.....96

Resumen

Entender los mecanismos de estructuración de las comunidades y anticipar sus cambios, son temas ampliamente estudiados en la ecología que hoy reciben renovada atención frente a los desafíos que impone el cambio climático global (CCG). Los procesos de filtrado abiótico, que afectan la estructura y composición de las comunidades en diferentes escalas, fueron utilizados para analizar dos áreas geográficamente distantes y con una gran similitud climática. Este enfoque permite un análisis comparativo de los fenómenos de convergencia y filtrado abiótico en ambientes similares pero muy lejanos geográficamente: las secciones costeras del Desierto de Atacama en Chile y del Desierto Sonorense en el norte de la península de Baja California en México. En estas áreas, dominadas por la escasa precipitación y la influencia de niebla, se evaluó la presencia de filtros abióticos en escalas espaciales regionales (continente americano) y locales (cada uno de los desiertos), a través del análisis de la estructura vegetal de sus comunidades usando especies, rasgos y grupos funcionales y se exploró su condición futura ante escenarios de CCG.

El capítulo I describe el marco conceptual en el que se encuentra inmerso el trabajo. Se realiza la revisión de los mecanismos a través de los cuales se ensamblan las comunidades bajo la perspectiva de los filtros ecológicos, la escala en la que éstos operan y que elementos de la comunidad afectan, con énfasis en los procesos de filtrado abiótico en los que se enmarca este trabajo.

En el capítulo II se aborda la escala regional del proceso de filtrado abiótico; se mostró que, con el uso de análisis de conglomerados, los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California presentan una similitud importante en la composición funcional, que les separan de otros desiertos y de ambientes mediterráneos, por ejemplo, por la presencia de plantas con hojas suculentas y de área foliar pequeña. Además, se encontraron diferencias importantes en la composición taxonómica - no se comparten especies nativas- lo que refleja la poca relación filogenética entre los taxones de cada desierto, que no obstante se incrementa en la medida que se exploran los taxones superiores. Se encontraron los mismos grupos funcionales dominantes en ambos desiertos: siempreverdes, suculentas con fotosíntesis CAM y deciduas con similar abundancia relativa. En este capítulo se

demuestra la similitud entre ambos desiertos debida a los procesos de filtrado abiótico y de convergencia.

En el capítulo III, se aborda la escala local. Se usaron diferentes variables derivadas de la topografía que tienen una influencia crítica en la disponibilidad hídrica estos sistemas, que afectan tanto la intercepción y depositación de la niebla, como la escorrentía preferencial de la lluvia. Usando un análisis de escalamiento multidimensional no-métrico, se detectaron diferencias en los gradientes ambientales que ordenan las abundancias de las especies, mientras que se encontraron similitudes en la ordenación de los rasgos funcionales que muestran que los tallos suculentos, en ambos desiertos, se separan de aquellos rasgos relacionados con las hojas. Los rasgos se encontraron asociados a diferentes gradientes de humedad en los desiertos que están asociados a distintas variables físicas en el ambiente: la niebla en Atacama y principalmente la precipitación en Baja California.

En el capítulo IV, se usaron variables climáticas y topográficas para evaluar la distribución de las especies más abundantes y los grupos funcionales más representativos de ambos desiertos y sus posibles modificaciones frente a cambios en el clima, usando el algoritmo Maxent. Los análisis de las distribuciones actuales y esperadas bajo escenarios futuros mostraron que el CCG modificará fuertemente las comunidades en Baja California, mientras que, en Atacama, especies y grupos funcionales parecen menos vulnerables. La restricción espacial de estos desiertos y los potenciales efectos del CCG sobre ellos, destacan la necesidad de protección de sus comunidades.

En conjunto, estos resultados brindan apoyo a las hipótesis de filtrado abiótico en las diferentes escalas de análisis ya que los ensambles están asociados a variables climáticas y topográficas que afectan especialmente a la diversidad funcional. Con ello, es posible afirmar que hay cierto grado de predictibilidad en las comunidades cuando se usan los elementos funcionales en conjunto con los elementos taxonómicos para obtener una descripción del funcionamiento y estructura de las comunidades. Sin embargo, medidas en escala fina de algunas de las variables climáticas como la precipitación, la niebla o la temperatura en estos sistemas, así como la exploración de los procesos de filtrado biótico, podrían permitir una mayor resolución y mayor capacidad predictiva, abriendo nuevas oportunidades de investigación.

Abstract

Understanding how analogous communities under similar environmental conditions are structured and predicting their changes are central topics in ecology. Today, these issues are receiving renewed attention under the threat of global climate change (GCC). We used the environmental filtering paradigm proposed in the literature to analyze two geographically distant and isolated areas with great climatic similarity. This paradigm states that the structure and composition of biotic communities at different scales can be derived from non-random community patterns. These study areas, located in the coastal sections of the Atacama Desert, Chile, and in the Sonoran Desert of northern Baja California peninsula, Mexico have limited rainfall and experience the influence of fog. Both are significant elements of water used in local biological processes. The presence of an abiotic filter at regional (American continent) and local (each desert) space scales was evaluated through the analysis of the structure of their plant communities using species, traits, and functional groups. Also, their future distribution under climate change scenarios was explored.

Chapter I addresses the theoretical framework within which this study was formulated. It describes how ecological filtering processes structure the community assembly and with a focus on the abiotic filters, which is the main objective assessed in this work. Chapter II addresses the abiotic filter through trait convergence and similarity at the regional scales. This chapter reveals the strong functional similarity between both deserts due to the processes of environmental filtering and convergence. Using cluster analysis, it showed that Atacama and Baja California fog coastal deserts exhibit an important similarity in their functional composition, which separates them from other deserts and Mediterranean environments, for example, by the presence of traits like small succulent leaves. At the specific level, there were no shared species and a limited phylogenetic similarity, however, for higher taxa, the phylogenetic similarity increased. Remarkably, in spite of the geographic isolation among the studied deserts, they share the same functional groups. A similar relative abundance in traits and groups was also found, but some differences among deserts highlight the consequences of macro-climate in trait distribution.

In chapter III I analyze if local topographic features, that can strongly influence soil water availability, are acting as environmental filters by driving the abundance and

distribution of plant species and functional traits in the two studied coastal fog deserts. Using non-metric multidimensional scaling I evaluate the influence of fog, slope, *northness*, topographic wetness index and elevation- on the abundance of common species and functional traits. Abundance of species was related to several topographic variables and trait abundance showed a similar structure in both deserts with mostly non-succulent leaves and mostly succulent stem traits segregated but associated to different humidity gradients: to rainfall in Baja California and fog in Atacama.

In chapter IV, climatic and topographic variables were used to model the distribution of species and functional groups and their likely alteration under global climate change. Using the Maxent algorithm to model distributions, I showed that GCC will strongly modify the geographic extent of plant communities in Baja California, whereas in Atacama species and functional groups seem less vulnerable to these changes.

Altogether, these results support the abiotic filtering hypothesis as a mechanism behind the community assembly of these deserts, resulting in a similar trait composition driven by macroclimate, while trait abundance was mainly affected by microclimatic factor driven by local topography. When using functional traits in conjunction with species composition, we can attain a better understanding of the functional and structural drivers of the plant community. Fine-scale measurements of some of the critical climatic or topographic variables identified as main factors in these systems as well as the exploration of biotic filters, will likely allow a greater resolution and more precise predictions of community assemblage and functioning, opening up new research opportunities.



Capítulo I

Marco conceptual y presentación del trabajo



Entender cómo se estructuran las comunidades y poder anticipar cambios en su composición y estructura, son temas en discusión desde los inicios de la ecología (Clements, 1916; Gleason, 1917, 1926; Keddy, 1992; Whittaker y Levin, 1977). En décadas recientes estas preguntas se han vuelto más vigentes ante la necesidad de proyectar las respuestas de los sistemas naturales frente a disturbios antropogénicos y fenómenos de cambio global, especialmente, aquellos relacionados con cambios en el clima (Díaz *et al.*, 2019). A pesar de todos los esfuerzos realizados durante décadas, los que sin duda nos han acercado a comprender cómo se estructuran las comunidades, aún no es posible proyectar con un alto grado de certidumbre las respuestas de las comunidades vegetales ante las variaciones del ambiente (HilleRisLambers *et al.*, 2012; Šímová *et al.*, 2018). A lo largo de la historia, desde Clements (1916) hasta Diamond (1975) o Gentry (1988), el estudio de las comunidades ha estado centrado principalmente en las especies y sus propiedades emergentes como conjunto (McGill *et al.*, 2006). Se ha estudiado su diversidad, abundancia y su relación con el medio ambiente, entre otros tópicos (Whittaker, 1975). Si bien esto ha permitido comprender procesos fundamentales de las comunidades, especialmente de las diferentes expresiones de la diversidad específica, y ha mejorado el entendimiento de patrones y procesos, el uso de especies como única unidad de estudio puede ser insuficiente para entender, por ejemplo, los cambios en la diversidad funcional o en la dinámica del ecosistema (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2019).

Desde la formalización de la ecología de comunidades en el siglo pasado, se inició la caracterización de los rasgos funcionales como elementos que permitieron entender la relación entre la estructura y funcionamiento de la comunidad y el medio ambiente biótico y abiótico (Nock *et al.*, 2016). La separación entre especies pioneras y clímax a lo largo de las secuencias serales de Clements (1916) y la más compleja distinción de Raunkiaer (1934) de la posición de las yemas de perennación o del tamaño de las hojas, son claros ejemplos de reducción de especies a grupos funcionales. Sin embargo, no fue sino hasta la década de los 90, que comenzó un cambio más profundo que incluyó de manera central el estudio de la distribución de los rasgos funcionales y la diversidad funcional en el estudio de las comunidades (Díaz y Cabido, 1997; Keddy, 1992).

Los rasgos funcionales, características morfológicas, fenológicas y fisiológicas que tienen un efecto en la eficacia de los individuos (Violle *et al.*, 2007), pueden entregar una

perspectiva más integral en el estudio de las comunidades porque constituyen un nexo entre las especies y los factores ambientales (Kattge *et al.*, 2011; McGill *et al.*, 2006).

Un enfoque relativamente reciente y más integrador para entender cómo se generan los ensamblajes y que incluye a los rasgos funcionales en el estudio de las comunidades, es el enfoque de filtros ecológicos (Díaz *et al.*, 1998; Funk *et al.*, 2008; Keddy, 1992). Los filtros ecológicos son variables (abióticas o bióticas) que actúan sobre una especie para limitar su distribución y abundancia en la comunidad a través de sus rasgos funcionales (Funk *et al.*, 2008, Keddy, 1992). En general, se han establecido tres grandes filtros: los históricos o de dispersión, los ambientales o abióticos y los bióticos (Funk *et al.*, 2008; HilleRisLambers *et al.*, 2012).

Los filtros históricos representan barreras biogeográficas y evolutivas que limitan o favorecen la dispersión de los organismos y corresponden a los procesos de dispersión e inmigración de las especies y por lo tanto, actúan en una gran escala espacial y temporal (Funk *et al.*, 2008; Pavoine y Bonsall, 2011). Los procesos estocásticos de entrada de especies a una comunidad juegan un papel importante en la estructura comunitaria, especialmente en sus inicios (Emerson y Gillespie, 2008; Hubbell, 2001). En comunidades aisladas por ejemplo, los procesos de inmigración se ven limitados y entonces, los procesos de filtrado abiótico pueden volverse más evidentes (Emerson y Gillespie, 2008). Los filtros bióticos, en cambio, operan sólo en pequeña escala dentro de la comunidad y afectan la abundancia de las especies y la estructura de la comunidad a través de las interacciones que se establecen entre las especies como herbivoría, la competencia o la facilitación (Funk *et al.*, 2008). En una comunidad, los tres filtros operando, históricos, abióticos y bióticos, en escalas espaciales y temporales diferentes, determinan finalmente los ensamblajes comunitarios (Díaz *et al.*, 1998) limitando los rangos de las estrategias ecológicas viables y dejando diferentes distribuciones de rasgos dentro de la comunidad (Funk *et al.*, 2008). Estos filtros son parte integral de lo que Soberón y Peterson (2005) ilustran en el diagrama BAM. Dicho diagrama es la representación abstracta del espacio geográfico en la modelación de nicho y áreas de distribución de especies.

El filtrado ambiental de carácter abiótico es el mecanismo por el cual, un conjunto de variables del ambiente físico, generalmente climáticas pero también otras como contenido de humedad del suelo, la topografía, etc., determinan la presencia de especies permitiendo

su persistencia en la comunidad a través de los rasgos funcionales o fenotipos tolerantes de ese ambiente en particular, eliminando todas aquellas especies cuyos rasgos no contribuyen a tolerar tales condiciones abióticas (Funk *et al.*, 2008; Kraft *et al.* 2015; HilleRisLambers *et al.*, 2012).

El filtrado abiótico puede actuar desde la escala regional hasta la escala local. En escalas espaciales mayores, globales o regionales, es el clima quien modela las comunidades en dando paso a biomas ampliamente reconocibles por sus diferencias: desiertos, selvas tropicales, bosques templados, etc. (Echeverría-Londoño *et al.*, 2018; Woodward y Williams, 1987). En este nivel de filtrado, las variables climáticas pueden sostener tal dirección y fuerza sobre los procesos evolutivos, que las comunidades en esos biomas y ecosistemas presentarán toda una composición de especies que, ajustándose al ambiente vía rasgos funcionales, pueden presentar todo un espectro funcional, morfológico, fenológico, fisiológico, similar o convergente en biomas distantes (Echeverría-Londoño *et al.*, 2018), aun cuando las especies componentes no estén relacionadas filogenéticamente (Cody y Mooney, 1978; Esler y Rundel, 1999; Lusk *et al.*, 2016; Orians y Solbrig, 1977). Blonder y colaboradores (2015) demostraron, usando una muestra global de especies, que la mayoría de las comunidades presentan composiciones de especies fuertemente filtradas por el clima. Si bien este nivel de filtrado abiótico grueso explica la presencia de ciertos rasgos funcionales, grupos u organismos, en muchos casos, no logra explicar la abundancia de ciertas especies en la comunidad en nivel local (Keddy, 1992).

En escalas locales, las comunidades pueden responder al efecto homogeneizador del filtro abiótico grueso (Pavoine y Bonsall, 2011) o bien variar, tanto espacial como temporalmente ya sea por el efecto del filtrado biótico, por los fenómenos de carácter biogeográfico e histórico (HilleRisLambers *et al.*, 2012; Macarthur and Levins, 1967) o bien por el efecto del filtrado abiótico local (Keddy, 1992). En este nivel de filtrado abiótico de escala espacial más fina, se pueden encontrar las propiedades del suelo, y los efectos que tiene la topografía en la disponibilidad de agua y otras variables locales importantes para la supervivencia y mantenimiento de las poblaciones de plantas. Por ejemplo, diferencias asociadas a la topografía, influyen y modifican factores micro- y meso-climáticos como los valores de evapotranspiración, la temperatura superficial del suelo y su contenido de humedad y la incidencia de la radiación solar, todos elementos

fundamentales para la sobrevivencia de las plantas (Bennie *et al.*, 2008; Méndez-Toribio *et al.*, 2016; Stark *et al.*, 2017).

Las variables abióticas locales tienen un efecto en la distribución y abundancia de las especies, así como sobre las estrategias y atributos funcionales, teniendo finalmente un efecto en las funciones del ecosistema (Diaz y Cabido, 1997; Diaz *et al.*, 2007). Evaluar los factores que modifican la composición y abundancia de las especies en distintas escalas, así como de sus características funcionales es esencial para comprender cómo estos cambios afectarán a las comunidades y al funcionamiento del ecosistema, especialmente en respuesta al cambio climático (Echeverría-Londoño *et al.*, 2018). Un enfoque comparativo de sistemas análogos, especialmente de sistemas geográficamente aislados que presenten antecedentes de convergencia, resulta útil para evaluar la organización de las comunidades pues es posible encontrar en ellas respuestas biológicas similares ante variables ambientales similares, permitiendo explorar el patrón comunitario aislando mejor las respuestas biológicas por efecto del filtrado abiótico de aquellas originadas por las relaciones filogenéticas entre las especies o bien por los efectos de procesos de inmigración (Emerson y Gillespie, 2008). Los sistemas naturales con restricciones bien definidas, por ejemplo, escasa precipitación anual y altas temperaturas como en los desiertos, también pueden presentar respuestas biológicas más claras por lo que son útiles para abordar tales propósitos.

Esta tesis se centrará en el estudio de los procesos de filtrado abiótico (Figura 1). Se explorará la composición y estructura funcional y taxonómica de comunidades vegetales desérticas, usando como modelo de estudio dos áreas geográficamente distantes y aisladas, pero que se han reportado en la literatura como biomas análogos (Evenari *et al.*, 1985; Gibson, 1996). Se determinará la presencia de filtros abióticos al nivel regional y local y también se explorará su condición futura ante escenarios de cambio climático.

Las dos áreas de estudio corresponden a secciones costeras del Desierto de Atacama en Chile y al Desierto Sonorense en la península de Baja California en México. Su adyacencia al Océano Pacífico entre las latitudes 23° y 30° conduce a varias características en común; un clima con estacionalidad similar y extremadamente árido, escasa precipitación invernal, temperaturas medias similares (Evenari *et al.*, 1985) y la presencia de corrientes frías (Humboldt en Atacama y California en Baja California) que favorecen la

generación de nieblas costeras (Bullock, 2003; Muñoz *et al.*, 2016; Peinado *et al.*, 2011; Rundel, 1978; Schulz *et al.*, 2011b; Shreve y Wiggins, 1964; Spjut, 1996). En términos de riqueza específica, son comunidades relativamente conocidas y se ha documentado una composición de especies taxonómicamente diferente entre desiertos y altamente endémica en ambos casos (Dillon *et al.*, 2009; Peinado *et al.*, 2005; Rebman y Roberts, 2012; Riemann y Ezcurra, 2005; Rundel *et al.*, 1991; Rundel and Mahu, 1976; Schulz *et al.*, 2011a; Turner *et al.*, 1995). Sin embargo, ambos desiertos han sido muy poco explorados en cuanto a la ecología de sus comunidades.

La similitud general propuesta en la literatura no había sido evaluada de forma cuantitativa o descriptiva a pesar de ser un sistema muy apropiado para esta comparación. Las características descritas hacen de estos desiertos un modelo de estudio ideal para abordar cuestiones relacionadas con los procesos de filtrado abiótico en escalas espaciales regionales (continente Americano) y locales (cada desierto), permitiendo un contraste válido en sistemas aparentemente equivalentes (ver Figura 1).

Cada capítulo de la tesis ha sido elaborado intentando responder a la cuestión del filtrado abiótico en diferentes escalas, lo que finalmente conducirá a generar una proyección bajo escenarios de cambio climático de las comunidades vegetales de los sistemas estudiados. Se han elaborado para ello los siguientes capítulos:

Capítulo II: Estructura funcional de las comunidades vegetales de los desiertos de niebla de América (Baja California, México y Atacama, Chile).

En este capítulo se determinan la composición taxonómica y la composición y estructura funcional de los desiertos costeros de niebla en Chile y México y se examinan sus similitudes, diferencias y relaciones. Se evalúa con datos provenientes de estaciones meteorológicas en las áreas de estudio, si las presiones ambientales constituyen un filtro abiótico grueso para las comunidades vegetales. Con ello se explora el proceso de filtrado abiótico regional y la convergencia entre ambos sistemas.

Capítulo III: Efectos de la topografía en la abundancia de especies y rasgos funcionales en los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California.

Así como en el Capítulo II se aborda el efecto de gran escala regional en la estructura funcional de las comunidades de plantas, en este capítulo se aborda la escala local del filtrado abiótico. Se describe y explica la variación interna en la estructura de la

comunidad en términos de sus especies y rasgos funcionales, analizando la presencia de filtrado abiótico mediado por la topografía de cada sitio. Se explora también si este filtrado abiótico determina y ordena la abundancia de la estructura taxonómica y funcional de la comunidad y se examinan las similitudes y diferencias entre los desiertos.

Capítulo IV: Proyección de los efectos del cambio climático en las comunidades vegetales de los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California.

En este capítulo, en un ejercicio de escenarios futuros probables, se proyecta hacia el horizonte del año 2070 la distribución de las especies de mayor relevancia en la comunidad, así como de los grupos funcionales más representativos de los desiertos costeros de niebla usando las variables ambientales detectadas en los capítulos II y III bajo diferentes escenarios de cambio global (la familia de vías de concentración representativa 6.0 y 8.5 –VCR o RCP en inglés), discutiendo los potenciales efectos en la estructura comunitaria futura.

Finalmente, en el capítulo V se integra la información de los capítulos anteriores y se discute el paradigma de los filtros ambientales a la luz de los principales hallazgos de la tesis, sus limitaciones e implicaciones.

Objetivo general

Analizar la estructura de las comunidades vegetales de los desiertos costeros con influencia de niebla en Baja California y Atacama (patrón) y evaluar la presencia de filtros abióticos en ellos (proceso), explorando con esta base las posibles respuestas comunitarias bajo escenarios de cambio climático.

Específicos

1. Describir y analizar la composición y estructura taxonómica y funcional de las comunidades vegetales de los desiertos de niebla de América en Baja California y Atacama (Capítulo I).
2. Evaluar la convergencia por filtrado abiótico de las comunidades vegetales en los desiertos de niebla de Baja California y Atacama (Capítulo I).

3. Analizar y comparar el efecto de las variables ambientales locales sobre la composición y abundancia funcional y taxonómica de las comunidades vegetales de los desiertos de niebla costeros (Capítulo II).
4. Proyectar los potenciales cambios en la estructura comunitaria y la distribución espacial de rasgos funcionales y especies dominantes en los desiertos de niebla bajo escenarios de cambio climático (Capítulo III).

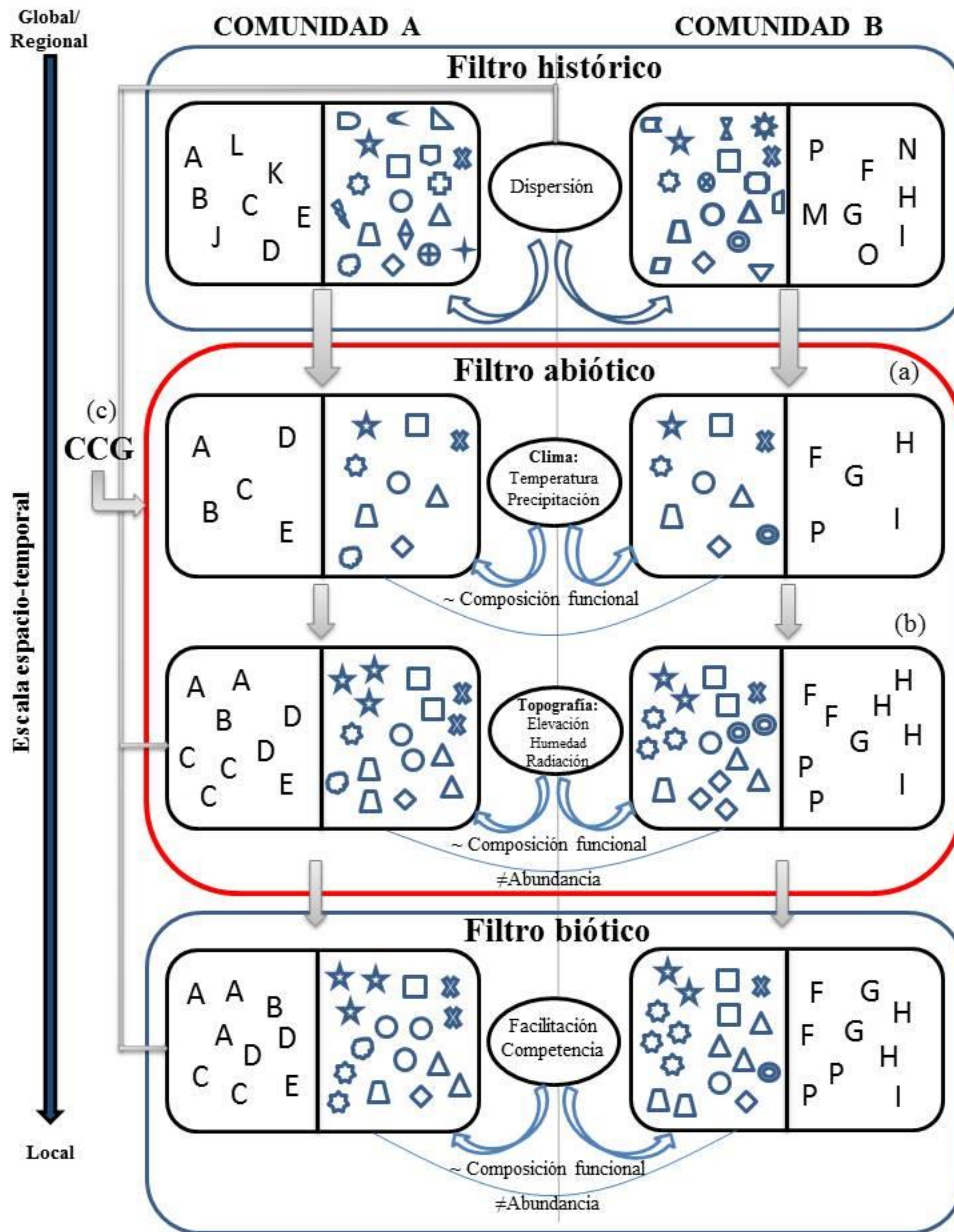


Figura 1: Diagrama representativo del marco teórico-conceptual de la tesis. La figura muestra cómo operan los filtros ecológicos en las diferentes escalas temporales y espaciales sobre dos comunidades equivalentes (comunidades A y B), geográficamente distantes pero climáticamente similares y que presentan una composición taxonómica diferente. Se muestra cómo estos filtros tienen un efecto en la composición y la estructura de las comunidades considerando las especies (letras mayúsculas) y los rasgos funcionales (figuras con borde azul). El enmarcado rojo destaca la escala en la que se circunscribe y desarrolla el trabajo de tesis. Las flechas grises muestran el sentido en el que los filtros ecológicos operan en la comunidad. Letras minúsculas entre paréntesis indican los capítulos abordados en la tesis (a) Capítulo II; (b) Capítulo III; (c) Capítulo IV. CCG: Cambio Climático Global. Fuente: elaboración propia.

Literatura citada

1. Bennie, J., Huntley, B., Wiltshire, A., Hill, M.O., Baxter, R., 2008. Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling* 216, 47-59.
2. Blonder, B., Nogués-Bravo, D., Borregaard, M.K., II, J.C.D., Jørgensen, P.M., Kraft, N.J.B., Lessard, J.-P., Morueta-Holme, N., Sandel, B., Svenning, J.-C., Violle, C., Rahbek, C., Enquist, B.J., 2015. Linking environmental filtering and disequilibrium to biogeography with a community climate framework. *Ecology* 96, 972-985.
3. Bullock, S.H., 2003. Seasonality, spatial coherence and history of precipitation in a desert region of the Baja California peninsula. *Journal of Arid Environments* 53, 169-182.
4. Clements, F., 1916. *Plant Succession an Analysis of the Development of Vegetation* Carnegie Institution of Washington, Washington. 512p.
5. Cody, M.L., Mooney, H.A., 1978. Convergence versus non-convergence in mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 265-321.
6. Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities, in: Diamond, J.M., Cody, M. (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Boston, pp. 342-344.
7. Díaz, S., Cabido, M., 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8, 463-474.
8. Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
9. Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., Robson, M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 20684-20689.
10. Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E., Ngo, H.T., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K., Butchart, S., Chan, K., Garibaldi, L., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S.M., Midgley, G., Patricia, Miloslavich, Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razaque, J., Reyers, B., Chowdhury, R.R., Shin, Y.-J., Willis, I.V.-H.K., Zayas, C., 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services – unedited advance version, in: Cunha, M.C.d., Mace, G., Mooney, H. (Eds.). *IPBES. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*.
11. Dillon, M.O., Tu, T., Xie, L., Quipuscoa Silvestre, V., Wen, J., 2009. Biogeographic diversification in *Nolana* (Solanaceae), a ubiquitous member of the Atacama and Peruvian Deserts along the western coast of South America. *Journal of Systematics and Evolution* 47, 457-476.
12. Echeverría-Londoño, S., Enquist, B.J., Neves, D.M., Violle, C., Boyle, B., Kraft, N.J.B., Maitner, B.S., McGill, B., Peet, R.K., Sandel, B., Smith, S.A., Svenning, J.-C., Wisser, S.K., Kerkhoff, A.J., 2018. Plant Functional Diversity and the Biogeography of Biomes in North and South America. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6, 219.
13. Emerson, B.C., Gillespie, R.G., 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 619-630.
14. Esler, K.J., Rundel, P.W., 1999. Comparative patterns of phenology and growth form diversity in two winter rainfall deserts: the Succulent Karoo and Mojave Desert ecosystems. *Plant Ecology* 142, 97-104.
15. Evenari, M., Noy-Meir, I., Goodall, D.W., 1985. *Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier, New York, USA. 365p.
16. Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N., Zavaleta, E.S., 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 695-703.
17. Gentry, A.H., 1988. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75, 1-34.
18. Gibson, A.C., 1996. *Structure-function relations of warm desert plants*. Springer-Verlag Heidelberg, Berlin. 215p.
19. Gleason, H., 1917. The Structure and Development of the Plant Association. *Torrey Botanical Society* 44, 463-481.
20. Gleason, H., 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Torrey Botanical Society* 53, 7-26.

21. HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 227-248.
22. Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. 375p.
23. Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin III, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusá, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905-2935.
24. Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
25. Le Bagousse-Pinguet, Y., Soliveres, S., Gross, N., Torices, R., Berdugo, M., Maestre, F.T., 2019. Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116, 8419-8424.
26. Lusk, C.H., Jimenez-Castillo, M., Aragón, R., Easdale, T.A., Poorter, L., Hinojosa, L.F., Mason, N.W.H., 2016. Testing for functional convergence of temperate rainforest tree assemblages in Chile and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 54, 175-203.
27. MacArthur, R., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101, 377-385.
28. McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178-185.
29. Méndez-Toribio, M., Meave, J.A., Zermeno-Hernández, I., Ibarra-Manríquez, G., 2016. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27, 1094-1103.
30. Muñoz, R.C., Quintana, J., Falvey, M.J., Rutllant, J.A., Garreaud, R., 2016. Coastal Clouds at the Eastern Margin of the Southeast Pacific: Climatology and Trends. *Journal of Climate* 29, 4525-4542.
31. Nock, C.A., Vogt, R.J., Beisner, B.E., 2016. *Functional Traits*, eLS. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, pp. 1-8.
32. Orians, G.H., Solbrig, O.T., 1977. Convergent evolution in warm deserts . An examination of strategies and patterns in deserts of Argentina and the United States. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. 333p.
33. Pavoine, S., Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biol Rev Camb Philos Soc* 86, 792-812.
34. Peinado, M., Delgadillo, J., Aguirre, J.L., 2005. Plant Associations of El Vizcaíno Biosphere Reserve, Baja California Sur, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50, 129-149.
35. Peinado, M., Macías, M.A., Ocaña-Peinado, F.M., Aguirre, J.L., Delgadillo, J., 2011. Bioclimates and vegetation along the Pacific basin of Northwestern Mexico. *Plant Ecology* 212, 263-281.
36. Raunkiaer, C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, London. 632p.

37. Rebman, J., Roberts, N., 2012. Baja California plant field guide. San Diego Natural History Museum : Sunbelt Publications, San Diego, CA. 451p.
38. Riemann, H., Ezcurra, E., 2005. Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, Mexico. *Biological Conservation* 122, 141-150.
39. Rundel, P., Dillon, M.O., Palma, B., Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Ehleringer, J., 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13, 1-49.
40. Rundel, P., Mahu, M., 1976. Community structure and diversity in a coastal fog desert in northern Chile. *Flora*, 493-505.
41. Rundel, P.W., 1978. Ecological relationships of desert fog zone lichens. *Bryologist* 81, 277-293.
42. Schulz, N., Aceituno, P., Richter, M., 2011a. Phytogeographic divisions, climate change and plant dieback along the coastal desert of northern Chile. *Erdkunde* 65, 169–187.
43. Schulz, N., Boisier, J.P., Aceituno, P., 2011b. Climate change along the arid coast of northern Chile. *International Journal of Climatology* 32, 1803-1814.
44. Shreve, F., Wiggins, I.L., 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press, Stanford, California. 840p.
45. Šimová, I., Violle, C., Svenning, J.-C., Kattge, J., Engemann, K., Sandel, B., Peet, R.K., Wiser, S.K., Blonder, B., McGill, B.J., Boyle, B., Morueta-Holme, N., Kraft, N.J.B., van Bodegom, P.M., Gutiérrez, A.G., Bahn, M., Ozinga, W.A., Tószögyová, A., Enquist, B.J., 2018. Spatial patterns and climate relationships of major plant traits in the New World differ between woody and herbaceous species. *Journal of Biogeography* 45, 895-916.
46. Soberón, J., Peterson, A., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2, 1-10.
47. Spjut, R.W., 1996. *Niebla and Vermilacinia (Ramalinaceae) from California and Baja California*. *Sida, Botanical Miscellany* 14, 1-208.
48. Stark, J., Lehman, R., Crawford, L., Enquist, B.J., Blonder, B., 2017. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. *Oikos* 126, 1650-1659.
49. Turner, R.M., Bowers, J.E., Burgess, M., 1995. *Sonoran desert plants: an ecological atlas*. The University of Arizona Press, Salt Lake City. 504p.
50. Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.
51. Weiher, E., Keddy, P.A., 1999. Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos* 87, 355-361.
52. Whittaker, R.H., 1975. *Communities and Ecosystems*, 2° ed. Macmillan Publishing Co., New-York. 365p.
53. Whittaker, R.H., Levin, S.A., 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* 12, 117-139.
54. Woodward, E.I., Williams, B.G., 1987. Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69, 189-197.

Capítulo II

**Estructura funcional de las comunidades vegetales de los
desiertos de niebla de América (Baja California, México
y Atacama, Chile).**

**Plant functional trait structure in two fog deserts of America. *Flora*,
243:1-10**



Contents lists available at ScienceDirect

Flora

journal homepage: www.elsevier.com/locate/flora

Plant functional trait structure in two fog deserts of America

Bárbara Larraín-Barrios^a, Luis Faúndez-Yancas^b, Alberto Búrquez^{a,*}

^a Instituto de Ecología, Unidad Hermosillo, Universidad Nacional Autónoma de México, Blvd. Luis Donaldo Colosio s/n, Colonia Los Arcos, C.P. 83250, Hermosillo, Sonora, Mexico

^b BIOTA Gestión y Consultoría Ambientales, Miguel Claro, 1224, Santiago, Chile

ARTICLE INFO

Edited by Karsten Wesche

Keywords:

Community convergence
Baja California
Atacama
Vegetation
Coastal desert
Cluster analysis

ABSTRACT

Regions with similar environmental determinants are known to produce the independent evolution of similar features in unrelated species. This hypothesis is pervasive in ecology evolution and biogeography. To explore community convergence in trait structure, we compared perennial plant species assemblages in samples of a representative section of two distant and isolated coastal fog deserts of North and South America. These fog deserts are considered equivalent biomes, but there is a paucity of quantitative data to objectively support their similarities. General climate in both deserts showed the same trends, but Atacama exhibited almost no precipitation and had a stronger influence of fog. We found no shared species in our plots and limited phylogenetic relatedness. A two way cluster analysis separated groups of traits in fog deserts from neighboring dry deserts and Mediterranean systems. We found remarkable similarities in functional structure of fog deserts; 65% of the 26 studied functional trait categories showed less than 12% difference in relative cover among them. Three functional plant groups (deciduous, evergreen and succulent-CAM) were well defined when using hierarchical clustering. The deciduous group was dominant in both areas. There was a strong community convergence in vegetation structure, but some traits inevitably differed among deserts. Our results resolved in quantitative terms the similarities among functional traits, and indicated the need to expand the fine scale study of plant trait convergence in fog deserts.

1. Introduction

In ecology, evolution and biogeography, the hypothesis that environmentally similar regions drive organismal convergence in shape and function is one of the most important questions about the structuring of natural communities (Lusk et al., 2016; Raunkiaer et al., 1934). Convergence occurs because species have only a subset of morphological, physiological or behavioral adaptive solutions to face a specific environment. Closely related species share traits by descent, but when unrelated species encounter the same environmental factors, analogous traits are likely to appear. In these cases, convergence can be studied not only at the individual species level, but also as a set of adaptive responses in the functional structure of the community. Examples include the functional and morphological convergence of Euphorbiaceae and Cactaceae in Africa and America respectively (Gibson, 1996), and the similarities in community structure of distant Mediterranean vegetation systems (Rundel, 2011). Convergence explains why unrelated communities are functionally more similar to each other in similar climatic environments than geographically close communities under different climate regimes (Rundel, 2011). Although the

ecological convergence hypothesis underlies all current vegetation distribution models, few studies have used a quantitative approach to test it (Lusk et al., 2016).

On a global or regional scale, climate determines the geographic distribution of vegetation by acting as a coarse environmental filter (Woodward et al., 2004). On a smaller spatial scale, the composition of species and traits of a community is regulated not only by environmental filters, but also by the filtering processes of biotic interactions (Díaz et al., 1998; Keddy, 1992). Although weights of the filters vary according to the scale of analysis (Freschet et al., 2011; Keddy, 1992), plants display responses restricted by the range of environmental conditions. As a consequence, similarity is expected in physiological, morphological or ecological traits, especially where environmental filters are stronger (Reich et al., 1997; Swenson et al., 2011). At local scales, the functional similarity of the communities is higher and is strongly affected by the phylogenetic relationship of the taxa, which is clear when the floristic origins of the communities are shared (Rundel, 2011). However, when comparing geographically isolated ecosystems in distant areas with distinct geological histories, the phylogenetic signal loses strength (Ackerly, 2003; Ackerly and Reich, 1999) and the

* Corresponding author.

E-mail address: abm334@live.com (A. Búrquez).

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.03.005>

Received 16 August 2017; Received in revised form 2 March 2018; Accepted 7 March 2018

Available online 26 March 2018

0367-2530/ © 2018 Elsevier GmbH. All rights reserved.

similarity at the community level can be ascribed mainly to the convergence resulting from environmental filtering processes (Cody and Mooney, 1978).

In deserts, environmental filters related to water availability are strong selection factors while other variables such as light are usually less limiting (Evenari et al., 1985; Swenson et al., 2011). In arid environments, avoiding or tolerating water stress improves the performance of plants (Hulshof et al., 2014; Larcher, 1995). Under these conditions, it is expected that the physiological strategies adopted by plants will likely be similar (Mooney, 1977; Reich et al., 1997).

The understanding of the convergence phenomenon is important because it allows establishing a predictive framework of the attributes of plant communities based on environmental aspects (Lavorel and Garnier, 2002). The use of the functional approach allows a higher predictive level of community dynamics than that obtained by studying species separately (Violle et al., 2014) with the added advantage of grouping species in line with their ecological and/or physiological behavior regardless of their phylogenetic or taxonomic relationships (Reich et al., 2003).

To explore the ecological convergence at the community level, we choose studying the climate and functional trait structure of two relatively simple communities with strong abiotic filtering; two American fog deserts geographically distant, but considered equivalent: the fog coastal deserts of Atacama in South America and the Pacific coast desert of Baja California in North America (Evenari et al., 1985; Gibson, 1996). Despite being proposed as comparable deserts, there are no studies that formally establish a quantitative comparison between Atacama and Baja California (hereafter labeled AT and BC respectively). The objectives of the study are: (1) to assess similarities in the climatic envelope of AT and BC, (2) to survey the functional structure of the vegetation of the Atacama and Baja California coastal fog deserts and, (3) to compare similarities in community functional structure between AT and BC in order to assess community convergence between deserts.

2. Materials and methods

2.1. Study areas

We studied the two coastal fog deserts of the Americas: the coastal Atacama Desert of northern Chile and the coastal desert on the Pacific side of the northern Baja California peninsula. In Atacama, fog coastal formations also called “Lomas formation” occur from 20° to 30°S (Rundel et al., 1991; Schulz et al., 2011a). Punta Patache typify the northern and more arid Chilean Loma (Pinto et al., 2001; Schulz et al., 2011a), while Pan de Azúcar characterize the southern, more mesic Lomas formation (Rundel et al., 1996; Schulz et al., 2011a, 2011b). In Baja California, the influence of fog in coastal deserts areas extends along the peninsula from 23° to 30°N, however, the southern area of Baja California Sur is phytogeographically different from the northern coastal desert (Peinado et al., 2008). We concentrated our sampling in two representative sections of both deserts using only the narrow band of 5 km from non-littoral conditions to about 650 m elevation to make both deserts comparable. One section is in the Paposo area, the most representative portion of the Atacama fog desert in Chile (Gajardo, 1994; Schulz et al., 2011a; 24°–26°S in Chile; AT; Fig. 1). The other section is located between El Rosario and Santa Rosalita in Baja California, Mexico (28°–30°N; BC; Fig. 1). In floristic terms, both areas are diverse and rich in endemic species (Riemann and Ezcurra, 2007; Rundel et al., 1991). These deserts have communities dominated by columnar cacti, as well as by perennial and succulent shrubs (Peinado et al., 2009; Rundel et al., 1991). The composition of these deserts changes gradually along a gradient of greater precipitation into Mediterranean ecosystems as latitude increases, and also inland, toward the east, where fog influence disappears (Gajardo, 1994; Rundel et al., 1996; Shreve and Wiggins, 1964). Both areas are protected as nature

reserves. In AT by Monumento Natural Paposo Norte (Ministerio del Medio Ambiente, 2014), and in BC by Área de Protección de Flora y Fauna Valle de los Cirios (Secretaría de Medio Ambiente, 2000).

2.2. Climate and geomorphological features

We produced summaries of climatic data obtained from specialized agencies (<http://www.meteochile.gob.cl>, <http://www.smn.cna.gob.mx>) and included records between 1927 and 2012. Only the existing records were used and the mean monthly temperature and precipitation values were calculated.

According to literature, at local scales topography determines fog movement and dew deposition; steep areas facing prevailing winds are more influenced by fog (Cereceda et al., 2008). Thus, we used a local relief spatial analysis (Arcgis v.10.1, ESRI, Redlands, CA) to describe slope and aspect using an ASTER digital elevation model as a proxy of fog intensity effects (DEM; 30 m resolution; <http://gdem.ersdac.jpacesystems.or.jp>).

2.3. Field sampling and species selection

We used 100 m² plots to characterize plant communities in both deserts. Sampling was carried out during the months prior to summertime in 2013 and 2014. Our design comprised two areas (Atacama 63 plots and Baja California 73 plots). Within each area, plots were located arbitrarily but trying to cover as much of the spatial and geomorphological extent in elevation (50–650 m), slope (1–47°) and aspect, using two sites in BC (north site 45, and south site 28 plots), and three sites in AT (north 21, central 18, and south 24 plots; Fig. 1). Yet, some combinations of parameters were not present in the sites because of the intrinsic site structure (general topography facing west). Within each plot, we recorded the species identity, the number of individuals per species, and the individual plant cover for all perennial species (including biennials) as measures of abundance. For analysis, we selected only these species in the first quartile of abundance. We selected them because they contain the most representative group of adaptive traits (Freschet et al., 2011). Uncommon species were deliberately excluded as their functional traits are not necessarily tightly related to local conditions.

To explore the influence of the phylogenetic component on functional similarities, the α diversity in each desert was compared using the richness of taxa as a measure of diversity. Three levels were considered: families, genera and species. The shared taxa detected at each level and the phylogenetic relatedness between them were directly assessed using available phylogenies. We broadly considered genetic and morphological trees using relatedness between species (relative position within the clade). If species in the same genus were in different clades, namely if they were not sister species, we considered them as not closely related.

2.4. Functional structure of plant communities

Eight easily measurable aboveground traits were first selected. These comprise an array of morphological and physiological traits such as the leaf area, or the degree of succulence of different tissues (Table 1). Traits were reclassified into 26 categories. The values of each trait in each species were assigned from field measurements, literature information, and functional trait databases (Kattge et al., 2011) either as binary data or discrete ordinal categories including zero values for trait absence.

To estimate the similarity in functional trait composition within and among fog deserts, we used two outgroups: 1) 39 plots from a closely related desert at the same latitude in the northern hemisphere, but outside the area of fog influence, and 2) four plots from Mediterranean ecosystems to the north of the Baja California study areas and to the south of the Atacama study areas (derived from Arroyo et al., 1995). In

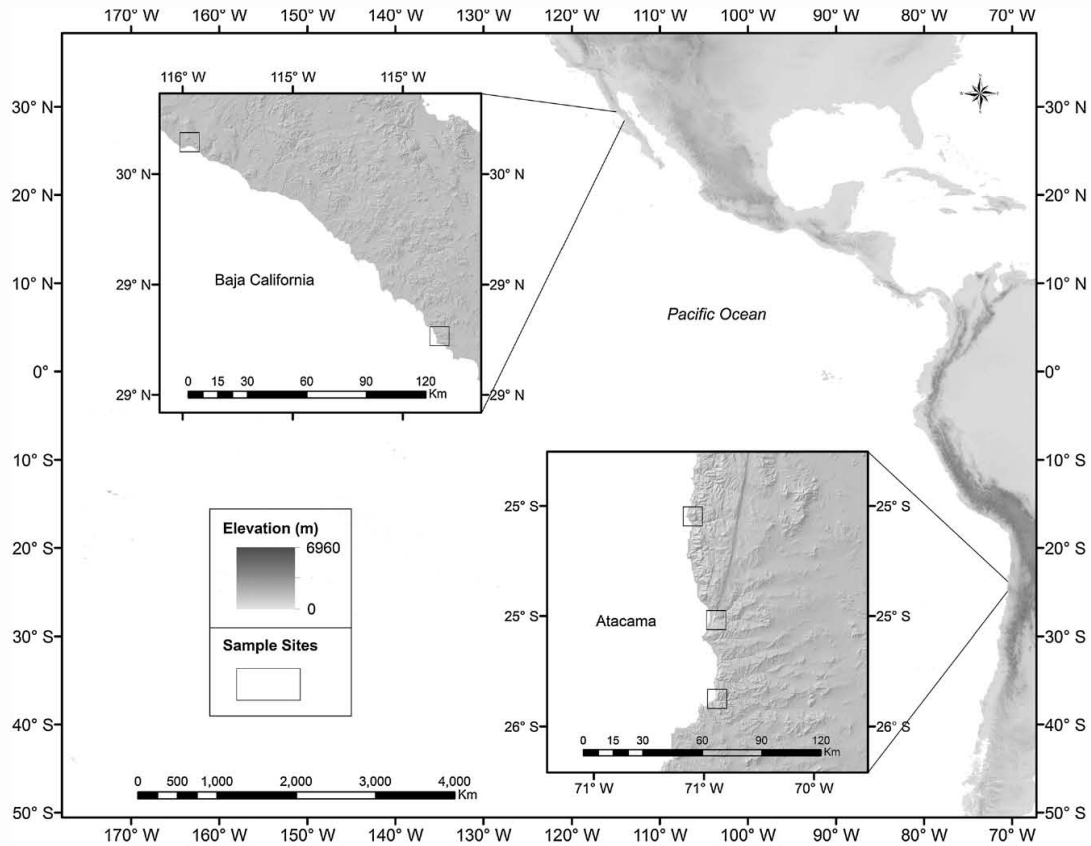


Fig. 1. Study sites in America and location of sample sites.

the first case, there was no analogue for comparison in the southern hemisphere given that localities outside the fog influence in AT have little or no vegetation (Gajardo, 1994). The desert outgroup site is located in the Plains of Sonora subdivision of the Sonoran Desert (29.00°N, 110.95°W, 270 m); a warmer desert than AT or BC, with summer monsoon rainfall and occasional winter precipitation (Shreve and Wiggins, 1964). The Mediterranean sites include two plots from southern California, USA (33.00°N, 117.00°W, 350 m), and two plots in the Valparaíso region, Chile (32.58°S, 71.45°W, 30 m). These sites have 300–400 mm annual rainfall concentrated during wintertime (Arroyo et al., 1995). For all these sites, a presence-absence matrix (Q-R) of traits was created. It included eight traits, 29 categories of which 26 were already described in Table 1, three categories were added to all plots: trees, climbers and an additional height category.

The Q-R matrix was analyzed using two way cluster analysis in PC-Ord v.5 (McCune and Mefford, 2006). This procedure allowed plotting the two dendrograms at right angles and produced a sorted matrix between both dendrograms. The distance measures were Sorensen (Bray-Curtis) and the linkage nearest neighbor. To select groups, we pruned the dendrogram at a level of 50%. Using SPSS (IBM SPSS Statistics for Windows, version 20, IBM Corp., Armonk, NY; Pla et al., 2012) we later performed a factor analysis to validate the grouping made by the cluster analysis. We used the factor scores to plot the functions.

The functional group approach (FG; Lavorel and Garnier, 2002) was used to explore the most representative set of strategies. A FG is a set of species with common responses to the environment. To build FGs, we

performed a hierarchical cluster analysis using Ward's method with Euclidean distances. To find functional groups, we built a matrix of functional trait categories by species (Table 1) assigning weights directly to each functional class to perform cluster analysis. The weights represented trait position along a drought resistance gradient from 0 to 1. A larger weight denoted better plant performance in drylands. The value was partitioned for each functional trait according to the number of categories in it. Only traits that could be assigned a weight value in the gradient were included. To select groups, we pruned the dendrogram at a level of 50% of information depth. To double-check the accuracy of grouping, we performed a canonical discriminant analysis using SPSS.

Trait community composition and its structure in both deserts were explored using the plant cover values for each of the species as recorded in the plots. With these values, we calculated the relative plant cover for every trait and functional group as the sum of trait cover or FGs cover across species. Also, we compared cover between sites (north, central and south sites in AT, and north and south site in BC) and between deserts using a Kruskal-Wallis test (H) and multiple pairwise comparisons with Dunn's Method in SigmaPlot v.11 (Systat Software, San Jose, CA).

3. Results

3.1. Climate and topography

General climate factors showed the same trend in both deserts. The

Table 1

Functional traits, categories and weights related to drought tolerance. Category column shows the abridged names used in Fig. 2. Higher weight values indicate better performance under water stress. Plant height, growth form and green stems were not used for functional group clustering and have no weights associated.

Trait	Category	Weight	Trait Description and Relevance
*Leaf Area (mm)	> 225 mm ² (LA > 225)	0.25	Mean surface area of leaf (mm ²). In compound leaves, we only considered leaflet surface.
	25–225 mm ² (LA25-225)	0.5	Relevance: a smaller leaf area reduces and rate of transpiration
	< 25 mm ² (LA < 25)	0.99	
*Phenology	Deciduous & Drought Deciduous (Dr Dec);	1	Active period of leaf function. Relevance: under drought conditions, deciduousness prevents loss of water at the expense of low, but even productivity.
	Evergreen	0.5	
*Indumenta	Leaves (Ind Leaf)	0.33	Set of hairs, trichomes, pubescence, or waxes, which cover the surface of leaves and stems.
	Stems (Ind Stem)	0.33	Relevance: higher density reduces water loss by increasing reflectance and reducing transpiration.
	Stems and Leaves (*) (Ind L&S)	0.9	
*Rosettes	No Rosette	0	Long leaves arranged along shortened internodes in a circular pattern. Relevance: increased fog interception and water collection to root system.
	Rosette	1	
*Photosynthetic Pathway	C3	0.33	Biochemical process of storage of C. Relevance: improved photosynthetic performance at higher temperatures and under water deficit conditions
	C4	0.66	
	CAM	0.99	
*Succulence	Stems = 0.33 (Suc Stem);	0.33	Specialized tissues allowing storage of water and nutrients. Relevance: water storage during favorable season and later use during drought.
	Leaves = 0.33 (Suc Leaf);	0.33	
	Stems and Leaves = 0.99 (Suc L&S)	0.99	
Green stems	Presence of photosynthetic tissues in stems, barks (G Stem)	–	Presence of, photosynthetic tissues in the stem: Relevance: carbon sequestration when leafless and water efficiency during drought.
Plant Height (m)	0.5 m (H max 0.5)	–	Maximum height of adult individuals. Relevance: Larger stature makes embolism and cavitation under water stress more likely
	1 m (H max 1.0)		
	2 m (H max 2.0),		
	More than 2 m (H max)		
Growth Form	Succulent Tree (Suc Tree)	–	Functional plant morphology. Relevance: ecophysiological adaptations suited to different environments
	Shrub		
	Succulent Shrub (Suc Shrub)		
	Subshrub		
	Herb		
	Climber		
	Tree		

Table 2

Descriptive statistics of temperature and precipitation from two meteorological stations in each of the studied fog deserts: Temperature = mean annual temperature (°C), Precipitation = mean annual precipitation (mm). In parentheses the standard deviation. N = number of years.

Area	Meteorological station	N	Temperature	Precipitation
Atacama	Cerro Moreno	35	16.63 (0.53)	2.51 (3.36)
	Taltal	14	17.78 (0.66)	30.69 (21.11)
Baja California	El Rosario	46	18.48 (1.9)	175.0 (135.9)
	Rosalita	26	18.61 (2.45)	148.4 (152.1)

main difference between the two systems was the almost total absence of rainfall in Atacama and the typical desert precipitation in Baja California (between 148 and 175 mm of mean annual precipitation; Table 2, Appendix A in Supplementary material). The four meteorological stations showed the same trend in monthly mean temperature and precipitation; summers are warm, and winters cold and rainy (see climate diagrams in Appendix A in Supplementary material). Mean annual temperature in BC is slightly higher than AT (0.7–2.0 °C). Four well-defined seasons, two moderate – autumn and spring, and two more extreme, winter and summer are found in each desert (Appendix A in Supplementary material).

Topographic features in AT are dominated by the coastal mountain range (Cordillera de la Costa). Almost half of the terrain is above 1000 m in the first 5 km from the coastline, and most of the landforms have slopes facing south and west with inclinations between 15° and 30°. In BC, topography is less rugged. Hills and mesas within a less marked elevation range (from sea level to 650 m) dominate the region and few places have elevations above 600 m. Most landforms have slopes less than 15° (Appendix B in Supplementary material).

3.2. Richness, diversity and taxa affinities

In our sampling, we found a total of 84 perennial plant species from 61 genera and 33 families in AT, and a total of 86 species, 61 genera and 25 families in BC. The similarity is striking, although AT has almost 14% less sampling plots than BC. A list of all the species is provided in Appendix C in Supplementary material. Most species occur with low abundance. For subsequent analyses, we used the first quartile corresponding to those species that comprise more than 75% of vegetation cover. The first quartile represented 25 species with a total plant cover of 1155 m² out of 6300 m² sampled in AT, and 32 species covering 2676 m² out of 7300 m² in BC. On the whole, in our plots 1) the overall number of species was similar between fog deserts, 2) the number of species in the first quartile of abundance was different between deserts, 3) total plant cover was two times larger in Baja California than in Atacama, and 4) no native species were shared between deserts.

The perennial species richness in the first quartile (α diversity) was similar between BC and AT, but species composition was very different. There are a few shared locally uncommon or highly habitat-specific species between deserts, but these were not recorded in our sampling plots (*Encelia canescens* and *Distichlys spicata*). Other shared species were herbaceous possibly introduced to South America from the SW USA and northern Mexico (Flora of North America, 1993). These include *Amblyopappus pusillus*, *Malacothrix clevelandii*, and *Perityle emoryi*. Only 11% of the families were shared between deserts (Asteraceae, Cactaceae, Solanaceae, Amaranthaceae, Euphorbiaceae, Frankeniaceae), and only 2.5% of the genera (*Atriplex*, *Euphorbia*, *Frankenia*) were shared (Jaccard index). The Asteraceae was a widespread vascular plant family and the other shared families were widespread in arid and/or saline environments (Evenari et al., 1985). The flora of the two deserts showed little evidence of phylogenetic relationships at the generic and specific level. The species in shared genera were always in well differentiated clades and there were no close phylogenetic relationships between them.

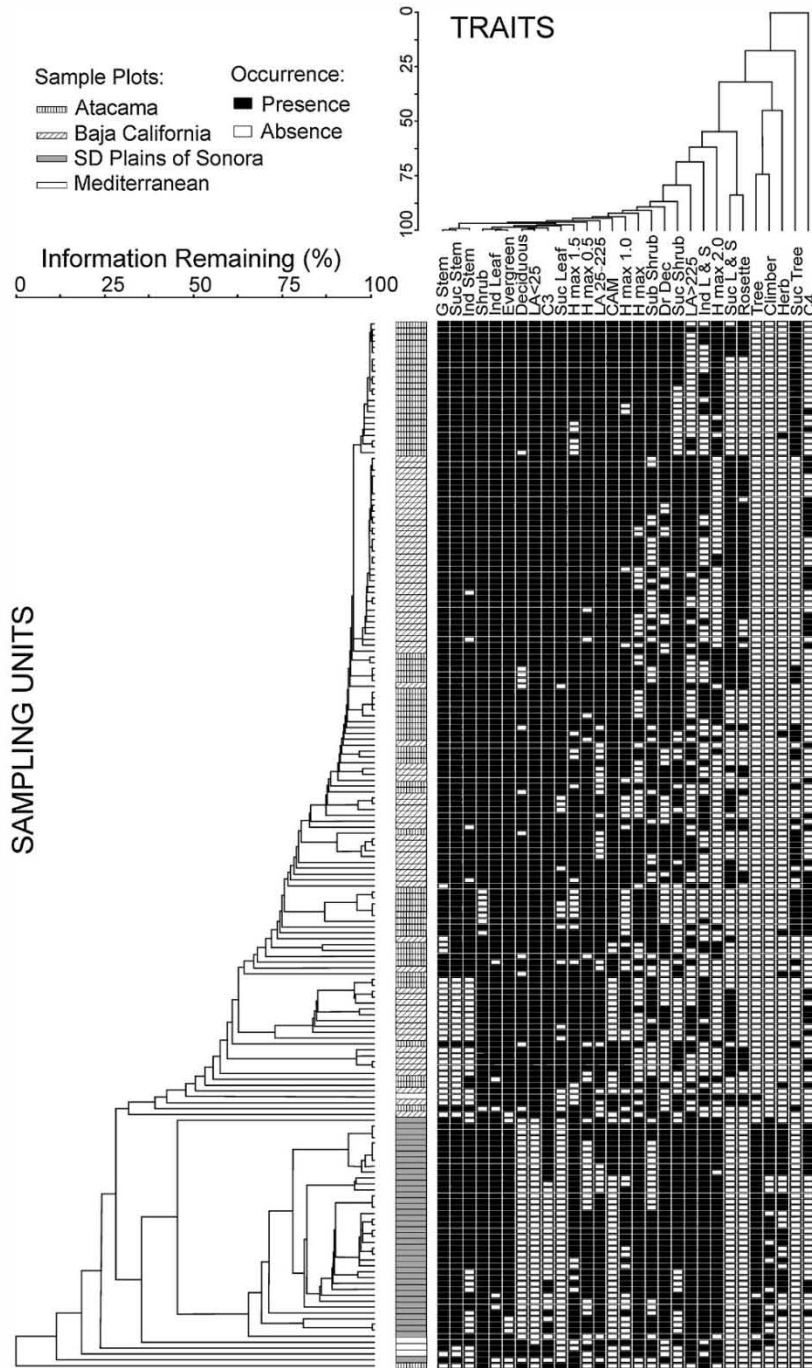


Fig. 2. Two way cluster analysis of sampling units and traits in two fog coastal deserts in the Americas (Atacama and Baja California), one continental desert (Sonoran Desert), and four Mediterranean sample plots. See inset for legend.

3.3. Functional composition

The two way cluster analysis separated fog deserts from neighboring dry deserts and Mediterranean plots. Clustering analysis showed the

similarity between functional traits in AT and BC and yet also the differences. Also, despite the close floristic and vegetational relationships there were remarkable differences between the continental, coastal, and Mediterranean communities. A coastal Valparaiso plot was

closer to the coastal fog desert. The Plains of Sonora and the other three Mediterranean areas were set apart at the base of the dendrogram (Fig. 2). The two way cluster analysis merged sampling units of the fog deserts irrespective of their origin (indicating convergence), but marked the non-convergent continental desert and Mediterranean communities as separate groups. Topology of the dendrogram indicated that the pooled traits were suitable to describe the dominant vegetation on AT and BC fog coastal deserts. The more representative traits, i.e. diagnostic traits, for the fog coastal deserts were: leaf area under 25 mm², succulent leaves, succulent trees, deciduousness, presence of rosettes, and photosynthetic pathway (LA < 25, Suc Tree, Suc Leaf, Deciduous, Rosette, C₃ and CAM; Fig. 2). Coastal fog deserts were essentially different from the warm desert because of the low frequency of traits like trees, climbers, herbaceous plants, indument on leaves and stems, leaf area over 225 mm². Mediterranean plots had fewer traits typical of the arid conditions of continental and fog deserts. Separation of these different biomes (fog, continental, and Mediterranean) was well supported by factor analysis. Plots of factor scores showed a clear separation in the first two components which explained 38% of variance (Appendix D in Supplementary material). The resemblance between fog deserts established a first dimension of community convergence based on the composition of functional traits.

3.4. Structure of functional community traits and groups

Another dimension of resemblance was related to the functional community structure. There was a striking resemblance (less than 12% difference) among deserts on the relative abundance (measured as plant cover per trait) of 17 of the 26 trait categories (Table 3, Appendix E in Supplementary material). In particular, traits recognized as diagnostic, like minimum leaf area, succulent tree, rosette, C₃ and CAM pathway, and deciduous phenology (including drought deciduous and deciduous), had less than 10% difference in the relative abundance between

Table 3
Relative cover (%) of functional traits and functional groups, and their differences between Atacama (AT) and Baja California (BC).

Trait/FG	Category	Relative Cover (%)		
		AT	BC	Difference
Leaf Area (mm ²)	LA > 225	1.4	9.5	8.1
	LA 25–225	30.5	29.6	0.9
Height (m)	LA < 25	41.1	38.3	2.7
	H max 0.5	24.2	32.3	8
	H max 1.0	25.2	26.6	1.4
	H max 2.0	33.8	28.3	5.5
	H max	16.7	12.8	4
Phenology	Deciduous	20.3	45	24.7
	Drought Deciduous	30	11.7	18.4
	Evergreen	49.6	43.3	6.3
Growth Form	Succulent Tree	11.3	1.2	10.1
	Shrub	50.4	72.6	22.2
	Succulent Shrub	15.6	16.6	1
	Herb	4.5	–	–
Indumenta	Subshrub	18.1	9.5	8.5
	Leaf	36.6	70.6	34
	Leaf & Stem	11	6.8	4.2
Photosynthetic Pathway	Stem	35.2	11.9	11.9
	C ₃	70.6	72.5	1.9
	C ₄	1.8	9.4	7.6
	CAM	27	18.1	8.8
Rosette		1.7	6.2	4.6
Succulence	Leaf & Stem	1.7	17.7	16
	Leaf	43.5	21.9	21.6
	Stem	37.1	16.2	20.9
Photosynthetic Steam		25.3	15.4	9.9
Functional Group Succulent/CAM (FG1)		27	18.1	8.9
Functional Group Evergreen (FG2)		22.6	22.7	0.1
Functional Group Deciduous (FG3)		50.4	59.2	8.8

areas. Also, trait categories like succulent shrub, leaf area between 25 and 225 mm², maximum height 1.0 and maximum height < 2.0 m, had very similar proportions, showing less than 1% difference in relative cover between deserts. The largest difference between deserts was related to the proportion of succulent leaves (≈21% of plant cover) that was better represented in the Atacama Desert. Statistical pairwise comparison showed that central and southern sites in AT were more similar to the southern site in BC (Appendix F in Supplementary material).

Functional groups were well defined by their relative cover when using hierarchical clustering. In both deserts, the cluster analysis detected the same three functional groups (Fig. 3): succulent-CAM (FG1), evergreen (FG2) and deciduous (FG3) (Table 3). When pooling all samples from AT and BC, we found the same groups. Our groups were well supported by canonical discriminant analysis with significant values for Wilk's Lambda in AT and BC. However, the evergreen and deciduous groups were difficult to discriminate (Appendix G in Supplementary material). These groups represent different strategies to cope with drought. FG1 and FG2 are related to drought tolerant strategies, while FG3 is representative of drought avoidance strategies. For both deserts the most important group was FG3. It accounted for more than 50% relative cover in each desert (Table 3). Second in importance was FG2 with almost the same relative cover in both deserts. FG1 represented up to 27% and 18% of relative cover in AT and BC respectively. The similarity between deserts in FG3 and FG2 represented another dimension of resemblance.

4. Discussion

The similar climate, the weak affinities in lower taxonomic categories, the resemblance in functional trait composition and vegetation structure, and the functional grouping found in Atacama and Baja California, supports the hypothesis of community convergence. Similar climatic processes have resulted in very similar functional community patterns despite the different floristic histories.

4.1. Climate and vegetation

Parallel climate patterns support the abiotic similarities between fog deserts. These include: 1) a well-defined seasonality and similar temperatures throughout the year, 2) warm summers and cold winters 3) very little precipitation, mainly occurring in winter and 4) presence of advective fogs with seasonal fluctuations throughout the year. Some differences are evident: 1) appreciable winter rainfall in a slightly warmer BC and almost no rainfall in AT, and 2) strong fog seasonality in BC concentrated in the summer, and weak seasonality in AT with rain peaking during winter and spring (Larrain et al., 2002; Spjut, 1996).

Both deserts are close to the lower end of the aridity gradient, but rainfall in AT is almost absent and virtually all the available water comes from the condensation of fog, while in BC, winter rainfall is probably the most important source of water. Moreover, the studied fog deserts have high inter-annual variability in precipitation (Appendix H in Supplementary material). One source of this variation is the El Niño Southern Oscillation (ENSO), which in its present form, has seemingly been acting since the mid-Holocene (Vargas et al., 2006). The ENSO shows a positive correlation in the mature phase with coastal precipitation in both areas (Minnich et al., 2000; Vargas et al., 2006). However, there is no agreement about whether these events are correlated with the intensity and frequency of fog (Cereceda et al., 2008; Garreaud et al., 2008). Even in the most arid lomas formation of Atacama, El Niño events would result in a five times increase in cover of ephemeral species and about 10% the cover of perennials (Gutiérrez et al., 2000; Holmgren et al., 2001; Pinto et al., 2001). Despite the scarce and variable rainfall, the study sites had a significant perennial vegetation cover (1833 m² ha⁻¹ on AT ≈ 18%, 3665 m² ha⁻¹ on BC ≈ 37%), indicating that fog could partly compensate for the lack of

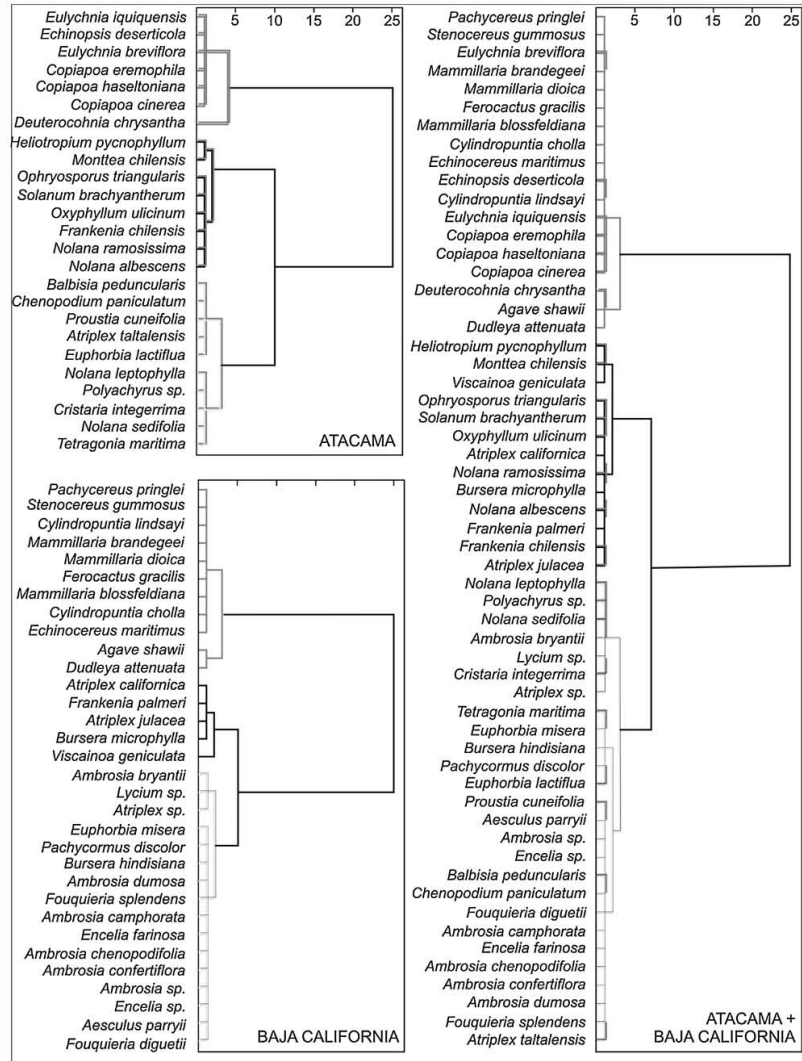


Fig. 3. Hierarchical clustering using Ward’s method with Euclidean distances separating the functional groups of species in two coastal fog deserts in Atacama and Baja California. Branch shading indicate different functional groups: dark grey = succulent-CAM (FG1); black = evergreen (FG2); clear gray deciduous = (FG3). Shading in branches differentiates Atacama from Baja California.

precipitation in AT. The higher perennial plant cover in BC is undoubtedly the result of the combined effect of winter rainfall and water condensation from fog. The contribution of fog and dew in arid environments can be so significant that some authors consider them a form of horizontal precipitation with a great influence on the water economy of some arid zones (Henschel and Seely, 2008).

Fog formation is closely related to the topographic interception of low stratocumulus coming from the ocean (Cereceda et al., 2008). A large topographic range near the coast allows humid air masses to release water. Relief diminishes in influence as air masses dry when moving inland (Cereceda et al., 2008; Martorell and Ezcurra, 2002). According to Cereceda et al. (2008) and Rundel and Mahu (1976), the rugged topography of AT favor dew deposition from fog. In BC, the elevation gradient is smaller and condensation spreads over a larger area, apparently at lower rates than in Atacama; these topographic features allow a deeper, but weaker penetration of the fog, resulting in

lower dew deposition (Martorell and Ezcurra, 2002; Rundel and Mahu, 1976). A similar phenomenon occurs in the Namib fog desert where topographic relief slowly rises and barely reaches 600 m in the first 50 km from the coast (Olivier, 1995). If we just consider the precipitation records, the expected vegetation cover in AT should be substantially lower according to Evenari’s et al. (1985) logistic correlation of rainfall vs. plant cover. Remarkably, BC has at least 9 times more precipitation than AT but only twice as much perennial vegetation cover. Fog has been shown to have a stronger influence between 600 and 800 m in AT (Cereceda et al., 2008). However, our data on vegetation cover (all our plots are under 650 m) indicates that the low cloud cover provides water or moisture conditions even at lower elevations.

4.2. Species composition

Like most other arid lands, the specific richness in both deserts is not

very high (Shreve and Wiggins, 1964). Considering the strong water constraints, it is, however remarkable to find about 85 perennial species in samples comprising in total less than 1 ha in each of these deserts. Rundel and Mahu (1976) and Rundel et al. (2014) found lower richness levels in nearby areas in AT as well as in BC. Taxonomic composition is clearly different between deserts. There are almost no taxonomic affinities among floras; not a single perennial species in our plots, and just a few genera and families, typical of arid lands, are shared. At the family rank, there are several shared taxa indicating phylogenetic relatedness, but this disappears at the species and genus level. The few shared species within the same genera are phylogenetically well separated. *Atriplex julacea* (BC) is in a basal clade within the phylogeny, while *A. tatalensis* (AT) is well separated in a subclade (Clade A; Flores and Davis, 2001). *Atriplex californica* is so distantly related that it has been proposed recently within the genus *Etriplex* (Kadereit et al., 2010). *Euphorbia lactiflua*, widespread in Atacama, has been included in the subgenus *Euphorbia* (Dorsey et al., 2013) whereas, according to Zimmermann et al. (2010), *E. misera* (BC) is within the subgenus *Chamaesyce*. On the other hand, *Frankenia palmeri* (BC) and *F. chilensis* (AT) are endemic species. The genus *Frankenia* is widely distributed in arid and saline environments, especially in coastal areas (Evenari et al., 1985). In our study sites, this genus frequently occurs at lower elevations in both areas. Their halophyte habit does not exclude benefiting from fog deposition, dew, or water adsorption, especially by their minute and dense foliage, and the succulent habit. Between *F. palmeri* of BC and *F. chilensis*, phylogenetic relatedness is low because they are differentiated enough as to be placed in different groups (Whalen, 1987). Thus, the phylogenetic similarity at lower ranks is weak and probably has no consequences in the trait composition comparison among deserts. However, a clear phylogenetic signal associated to the prevalence of arid land families is evident in the evolution of functional traits. The similarity at higher ranks and the difference at lower ranks reflects the complex problem in resolving the correspondence of phylogenetic and functional trait structure at different taxonomic ranks (Cadotte et al., 2017). For example, Cactaceae in both deserts share traits like succulence, green stems, and absence of leaves. They seem able to catch fog with their spines and redirect the drip to stems and soil through the highly wettable epidermis (Mooney, 1977; Ju et al., 2012). Cacti are widely distributed throughout the drylands of the Americas, with several endemic genera and species in Atacama (*Eulychnia* and *Copiapoa*) and Baja California (*Stenocereus*, *Pachycereus* and *Ferocactus*). However, these genera are all distantly related in the molecular phylogeny of the family (Hernandez-Hernandez et al., 2011).

The fog desert floras developed vicariously evolving under similar climates, but under separate geologic processes and organismic interactions (Alpers and Brimhall, 1988; Diaz et al., 2012; Ossa et al., 2013; Van Devender, 1990). This is particularly evident when we consider the high number of endemic species resulting from the near insular conditions in both areas (Rebman and Roberts, 2012; Riemann and Ezcurra, 2005; Rundel and Mahu, 1976). It is not always clear whether a particular species is paleoendemic or neoendemic, but the lack of close relatedness among taxa, points out to a complex mix of paleo- and neoendemics.

In our study sites, some endemic species were mostly restricted to coastal areas and under fog influence; i.e. *Nolana* sp., *Cristaria integerrima*, *Heliotropium pycnophyllum*, *Deuterocohnia chrysantha* in AT, and *Mammillaria brandegei* ssp. *glareosa*, *M. blossfeldiana*, *Senna purpusii* and *Xylonagra arborea* in BC. Also, some species in both areas are restricted (endemic) to the greater study area. These include species only distributed in the Pacific coast under maritime influence like *Dudleya attenuata*, *Ambrosia bryantii* and *Agave shawii* in BC, or *Oxyphyllum ulicinum* and *Gypothamnium pinifolium* in AT. Nevertheless, in the Atacama Desert endemic species are geographically more restricted than those in the Baja California peninsula, probably by the extreme drought conditions that in the case of BC are ameliorated by the presence of significant winter rainfall.

The number of shared taxa, families and genera, is very low compared to other studies on convergence in deserts which have found 40% of genera and 60% of families shared (Orians and Solbrig, 1977). The same applies to the comparison with Mediterranean biomes (Cody and Mooney, 1978; Lusk et al., 2016; Parsons and Moldenke, 1975). The unique species pool of each desert supports the notion that similar functional features evolved in species of different lineages leading to generalized convergence of functional groups.

4.3. Trait composition

As recently shown by Siepielski et al. (2017), climate imprints a strong signature on selection across phylogenies and environments. We found a clear separation between fog deserts, warm deserts, and Mediterranean ecosystems. Contrastingly, in our classification, sampling units were haphazardly distributed to either AT or BC indicating convergence and showing that classifications are independent of geography when abiotically constrained by similar forces.

In fog deserts, water scarcity is probably the most important driver of trait composition, while in warm deserts, in addition to water limitation, high temperatures and high irradiance are additional drivers. Meanwhile, in Mediterranean ecosystems, cold winters represent an additional constraint to summer dryness. Despite the water limitation, plants in fog deserts have a minute, but reliable source of water, and are under more stable and colder temperatures through the year. These features have also been described for the Namib coastal fog desert (Henschel and Seely, 2008; Olivier, 1995). Harvesting fog from air is restricted to a narrow time window when temperature differences allow dew deposition. Although dew frequently does not infiltrate into the soil to reach the roots system and is deposited on surfaces where it usually cannot be absorbed (Agam and Berliner, 2006), some plants have evolved strategies to capture fog and dew, and are able to absorb it directly through the leaves (Munné-Bosch, 2010) or have specific branching patterns like rosettes and funnel shaped branch architecture channeling water to stems and roots (Ebner et al., 2011; Henschel and Seely, 2008; Juergens et al., 2013; Martorell and Ezcurra, 2002; Vogel and Müller-Doblies, 2011). Other traits include the presence of minutely divided leaves that increase surface and condense water, irregular surfaces, spines and trichomes (Mooney et al., 1977; Gibson and Nobel, 1986; Ju et al., 2012). Even, other traits are related to fog collection and water loss avoidance like thick, hydrophobic cuticles and reflective epidermis (Mooney et al., 1977), leaf salt excretion (Mooney et al., 1980; Thompson et al., 2003), storage of water in succulent tissues, or the use of CAM photosynthesis (Gibson, 1996). Differences in trait composition between AT and BC with the Sonoran Desert seems linked to the more humid and hot continental environments, including a defined monsoon season and a stronger representation of trees, climbers and herbaceous species (Shreve and Wiggins, 1964). The use of a warm desert and Mediterranean plots as outgroups or control sites, highlights the shared trait composition in the studied fog deserts and provides a stronger support for the relevance of community convergence (Cody and Mooney, 1978; Lusk et al., 2016).

4.4. Community structure

Convergence between the studied deserts was well supported, not only in the functional trait composition, but also in the distribution of the abundance of traits (expressed as plant cover by functional trait and functional group). Equally high similarity in structure has been found for Mediterranean ecosystems (Cody and Mooney, 1978; Lusk et al., 2016; Parsons and Moldenke, 1975). A reduced degree of convergence was found comparing the Sonoran Desert and the Argentinian Monte by Orians and Solbrig (1977).

Although the relative abundance of most trait categories was similar between BC and AT, slight differences for some traits were probably related to site specific features. For example, the larger proportion of

hairy or waxy leaves (indument) in BC is probably related to the interaction between water use efficiency and maximum temperatures during summertime. The highly reflective leaf pubescence of the Sonoran Desert desert shrub *Encelia farinosa* does indeed reduce leaf temperature and also water loss (Ehleringer, 1982; Sandquist and Ehleringer, 1997).

In our sample of sites below 650 m, AT is much more constrained by precipitation than BC, we therefore expect that strategies of water stress avoidance or tolerance would be more important in AT. It does indeed. In our samples, succulents trees, leaves, and stems have a higher relative cover in Atacama than in BC. A similar abundance of morpho-physiological succulents traits was found by Juergens et al. (2013) in Namaqualand. Also, Martorell and Ezcurra (2002, 2007), found a higher abundance of succulent stems at the more arid end of the fog gradient and more abundance of rosettes at higher elevations where the “fog belt” forms. Furthermore, we found that the smallest leaves had the highest cover in both deserts, pointing out that the dry conditions select for small leaf area.

A strong convergence was found when traits were grouped into functional groups. The results in the FG are consistent with other studies in AT and BC. In Baja California, Rundel et al. (2014) found basically the same functional groups, including deciduous, evergreen and CAM-succulent. In the Atacama Desert, Rundel and Mahu (1976), using phenology along with life-form traits, found a functional group composition very similar to our findings. Also, Squeo et al. (1999) observed FG consistent with our findings in the southern Atacama Desert, but with different abundance patterns, probably because fog incidence is much lower in southern localities changing to fog-free desert or Mediterranean communities. The most important strategy in the BC and AT low elevation fog deserts is the deciduous habit, a common feature in highly seasonal biomes (Orians and Solbrig, 1977; Rundel and Mahu, 1976; Rundel et al., 2014; Squeo et al., 1999); far more efficient than the evergreen strategy of semi-arid environments (Larcher, 1995).

Succulence and CAM metabolic pathway are associated in FG1 leading to an extremely efficient water use (Larcher, 1995). The greater importance of this group in AT can be explained by the combination of an almost complete absence of precipitation and the dependable supply of dew provided by the frequent foggy conditions. Schulz et al. (2011b) suggested a link between the massive mortality of the columnar cactus *Eulychnia iquiquensis* because of diminishing fog influence along an elevational belt in the coastal fog desert. The importance of succulent-CAM plants (FG1) has been documented in other studies, particularly along the elevation gradient in the Paposo region where Rundel and Mahu (1976) found that the absolute cover of succulents diminishes as fog becomes more intense. The same phenomenon was found by Martorell and Ezcurra (2002, 2007) in several Mexican localities where long-leaved rosettes were dominant within the belt of fog where succulents did not prosper.

The evergreen strategy (FG2) had low abundance in both deserts. Evergreen habit represents a conservative strategy having advantages in highly marginal habitats in arid lands (Álvarez-Yépez et al., 2017). Evergreens have expensive, long-lived leaves and low photosynthetic rates, while deciduous species have inexpensive, short-lived leaves, but an efficient carbon economy. In richer portions of the desert, plants in this group find more difficulties to compete with drought-avoiding species like deciduous and succulent-CAM groups (Orians and Solbrig, 1977), even though, in our sample, some evergreen species had small leaves and some had succulent leaves, these are traits which probably improve the performance under harsher conditions.

5. Conclusions

The similarity in composition, in trait distribution, and in relative abundance of functional groups between the fog deserts of Atacama and Baja California points to a remarkable level of similarity. Convergence is strongly mediated through abiotic filtering at the larger scale, but

likely to be resolved through biotic interactions at the smaller scales. The similarity is reinforced by the lack of phylogenetic relatedness between the two fog deserts studied. At the same time, differences in the regional patterns that require further analyses were identified. These include a more extensive altitudinal sampling, a more detailed information about the amount of water deposited as condensation (i.e. hidden precipitation), and the relative contribution of fog and summer rainfall to vegetation dynamics in both deserts. The restricted distribution of these deserts on the planet, their diversity and their high number of endemic species, make them extremely vulnerable to slight changes in the local and global climate, and also to anthropogenic habitat transformation. Our findings provide, for the first time, a quantitative comparison of the American fog deserts, its main climatic determinants and the degree of taxonomic and functional similarity and community convergence.

Acknowledgements

This work was supported by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (studentship 231835) and by Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) to BLB. This work was also supported by a grant from Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado, UNAM to BLB and by the Programa de Apoyos para la Superación del Personal Académico, UNAM to AB during his sabbatical leave at the University of Arizona. We are grateful to Héctor M. Hernández and Carlos Montaña, as well as the two anonymous reviewers and the subject Editor, Karsten Wesche, for helpful comments, review and criticism. Enriquena Bustamante provided invaluable logistical support, and Rafael Lara-Reséndiz, Ricardo Félix-Burrue, Aira Faúndez, Rodrigo Flores, Gabriela Lugo and Adrian Aguirre M. gave field assistance and encouragement.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.03.005>.

References

- Álvarez-Yépez, J.C., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Teece, M., Yépez, E.A., Dovciak, M., 2017. Resource partitioning by evergreen and deciduous species in a tropical dry forest. *Oecologia* 183, 607–618.
- Ackerly, D.D., Reich, P.B., 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *Am. J. Bot.* 86, 1272–1281.
- Ackerly, D., 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.* 164, S165–S184.
- Agam, N., Berliner, P.R., 2006. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments—a review. *J. Arid Environ.* 65, 572–590.
- Alpers, C.N., Brimhall, G.H., 1988. Middle Miocene climatic change in the Atacama Desert, northern Chile: evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Geol. Soc. Am. Bull.* 100, 1640–1656.
- Arroyo, M.T., Zedler, P.H., Fox, M.D., 1995. *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*. Springer-Verlag.
- Cadotte, M.W., Davies, T.J., Peres-Neto, P.R., 2017. Why phylogenies do not always predict ecological differences. *Ecol. Monogr.* 1–17.
- Cereceda, P., Larrain, H., Osses, P., Farias, A., Egana, I., 2008. The spatial and temporal variability of fog and its relation to fog oases in the Atacama Desert, Chile. *Atmos. Res.* 87, 312–323.
- Cody, M.L., Mooney, H.A., 1978. Convergence versus non-convergence in mediterranean-climate ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9, 265–321.
- Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J. Veg. Sci.* 9, 113–122.
- Díaz, F.P., Latorre, C., Maldonado, A., Quade, J., Betancourt, J.L., 2012. Rodent middens reveal episodic, long-distance plant colonizations across the hyperarid Atacama Desert over the last 34,000 years. *J. Biogeogr.* 39, 510–525.
- Dorsey, B.L., Haevermans, T., Aubriot, X., Morawetz, J.J., Rina, R., Steinmann, V.W., Berry, P.E., 2013. Phylogenetics, morphological evolution, and classification of *Euphorbia* subgenus *Euphorbia*. *Taxon* 62, 291–315.
- Ebner, M., Miranda, T., Roth-Nebelsick, A., 2011. Efficient fog harvesting by *Stipagrostis sabulicola* (Namib dune bushman grass). *J. Arid Environ.* 75, 524–531.
- Ehleringer, J., 1982. The influence of water stress and temperature on leaf pubescence development in *Encelia farinosa*. *Am. J. Bot.* 69, 670–675.
- Evenari, M., Noy-Meir, I., Goodall, D.W., 1985. *Hot Deserts and Arid Shrublands*. Elsevier, New York, USA.

Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+ . Flora of North America North of Mexico. 20+ vols. New York and Oxford.

- Flores, H., Davis, J.L., 2001. A cladistic analysis of Atripliceae (Chenopodiaceae) based on morphological data. *J. Torrey Bot. Soc.* 128, 297–319.
- Freschet, G.T., Dias, A.T.C., Ackerly, D.D., Aerts, R., van Bodegom, P.M., Cornwell, W.K., Dong, M., Kurokawa, H., Liu, G., Onipchenko, V.G., Ordóñez, J.C., Peltzer, D.A., Richardson, S.J., Shidakov, I.I., Soudzilovskaia, N.A., Tao, J., Cornelissen, J.H.C., 2011. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 755–765.
- Gajardo, R., 1994. La vegetación natural de Chile. Clasificación y Distribución Geográfica. Editorial Universitaria, Santiago.
- Garreaud, R.D., Barichivich, J., Duncan, C., Maldonado, A., 2008. Interannual variability of the coastal fog at Fray Jorge relict forests in semiarid Chile. *J. Geophys. Res.* 113, 1–16.
- Gibson, A.C., Nobel, P.S., 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Gibson, A.C., 1996. Structure-Function Relations of Warm Desert Plants. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Gutiérrez, J.R., Arancio, G., Jaksic, F.M., 2000. Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997. *J. Veg. Sci.* 11, 641–648.
- Henschel, J.R., Seely, M.K., 2008. Ecophysiology of atmospheric moisture in the Namib Desert. *Atmos. Res.* 87, 362–368.
- Hernandez-Hernandez, T., Hernandez, H.M., De-Nova, J.A., Puente, R., Eguarte, L.E., Magallon, S., 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *Am. J. Bot.* 98, 44–61.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J.R., Mohren, G.M.J., 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 16, 89–94.
- Hulshof, C.M., Martínez-Yrizar, A., Burquez, A., Boyle, B., Enquist, B.J., 2014. Plant functional trait variation in Tropical Dry Forests: a review and synthesis. In: Sánchez-Azofeifa, G.A. (Ed.), *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 129–140.
- Ju, J., Bai, H., Zheng, Y., Zhao, T., Fang, R., Jiang, L., 2012. A multi-structural and multi-functional integrated fog collection system in cactus. *Nat. Commun.* 3, 1247.
- Juergens, N., Oldeland, J., Hachfeld, B., Erb, E., Schultz, C., 2013. Ecology and spatial patterns of large-scale vegetation units within the central Namib Desert. *J. Arid Environ.* 93, 59–79.
- Kadereit, G., Mavrodiev, E.V., Zacharias, E.H., Sukhorukov, A.P., 2010. Molecular phylogeny of Atripliceae (Chenopodiaceae): implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C4 photosynthesis. *Am. J. Bot.* 97, 1664–1687.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., et al., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Glob. Change Biol.* 17, 2905–2935.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157–164.
- Larcher, W., 1995. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer-Verlag, Berlin, New York.
- Larraín, H., Velasquez, F., Cereceda, P., Espejo, R., Pinto, R., Osses, P., Schemenauer, R.S., 2002. Fog measurements at the site Falda Verde north of Chanaal compared with other fog stations of Chile. *Atmos. Res.* 64, 273–284.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556.
- Lusk, C.H., Jimenez-Castillo, M., Aragón, R., Easdale, T.A., Poorter, L., Hinojosa, L.F., Mason, N.W.H., 2016. Testing for functional convergence of temperate rainforest tree assemblages in Chile and New Zealand. *N. Z. J. Bot.* 1–29.
- Martorell, C., Ezcurra, E., 2002. Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *J. Veg. Sci.* 13, 651–662.
- Martorell, C., Ezcurra, E., 2007. The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia* 151, 561–573.
- McCune, B., Mefford, M.J., 2006. PC-ORD, Multivariate Analysis of Ecological Data, 5 ed. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- Ministerio del Medio Ambiente, C., 2014. Declara Monumento Natural Paposo Norte en la Región de Antofagasta. Diario Oficial de la República de Chile, Santiago, Chile.
- Minnich, R., Vizcaino, E.F., Dezzani, R., 2000. The El Niño/Southern Oscillation and precipitation variability in Baja California, México. *Atmósfera* 13, 1–20.
- Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Weisser, P.J., 1977. Environmental adaptations of the Atacaman Desert cactus Copiapoa haseltoniana. *Flora* 166, 117–124.
- Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Ehleringer, J., Rundel, P., 1980. Atmospheric water uptake by an Atacama Desert shrub. *Science* 209, 693–694.
- Mooney, H.A., 1977. The biology of aridity. *Mosaic* 28–35.
- Munné-Bosch, S., 2010. Direct foliar absorption of rainfall water and its biological significance in dryland ecosystems. *J. Arid Environ.* 74, 417–418.
- Olivier, J., 1995. Spatial distribution of fog in the Namib. *J. Arid Environ.* 29, 129–138.
- Orians, G.H., Solbrig, O.T., 1977. Convergent evolution in warm deserts. An Examination of Strategies and Patterns in Deserts of Argentina and the United States. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Ossa, P.G., Pérez, F., Armesto, J.J., Katinas, L., 2013. Phylogeography of two closely related species of Nolana from the coastal Atacama Desert of Chile: post-glacial population expansions in response to climate fluctuations. *J. Biogeogr.* 40, 2191–2203.
- Parsons, D.U., Moldenke, A.R., 1975. Convergence in vegetation structure along analogous climatic gradients in California and Chile. *Ecology* 56, 950–957.
- Peinado, M., Aguirre, J.L., Delgadillo, J., Macías, M.A., 2008. A phytosociological and phytogeographical survey of the coastal vegetation of western North America. Part I: plant communities of Baja California, Mexico. *Plant Ecol.* 196, 27–60.
- Peinado, M., Macías, M.A., Aguirre, J.L., Delgadillo, J., 2009. A phytogeographical classification of the North American Pacific coast based on climate, vegetation and floristic analysis of vascular plants. *J. Bot.* 2009, 1–30.
- Pinto, R., Larraín, H., Cereceda, P., Osses, P., Schemenauer, R.S., 2001. Monitoring fog-vegetation communities at a fog-site in Alto Patache, South of Iquique, Northern Chile, during El Niño and La Niña events (1997–2000). In: *Proceedings of the 2nd International Conference on Fog and Fog Collection*. Saint John's Canada, pp. 293–296.
- Pla, L., Casanoves, F., Di Rienzo, J., 2012. *Quantifying Functional Biodiversity*. Springer, Springer Netherlands.
- Raunkiaer, C., Humphrey, G.-C., Annie, F., George, T.A., 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. The Clarendon Press, Oxford.
- Rebman, J., Roberts, N., 2012. *Baja California plant field guide*. San Diego Natural History Museum. Sunbelt Publications, San Diego, CA.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94, 13730–13734.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M.B., 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant Sci.* 164, S143–S164.
- Riemann, H., Ezcurra, E., 2005. Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, Mexico. *Biol. Conserv.* 122, 141–150.
- Riemann, H., Ezcurra, E., 2007. Endemic regions of the vascular flora of the peninsula of Baja California, Mexico. *J. Veg. Sci.* 18, 327–336.
- Rundel, P., Mahu, M., 1976. Community structure and diversity in a coastal fog desert in northern Chile. *Flora* 493–505.
- Rundel, P., Dillon, M.O., Palma, B., Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Ehleringer, J., 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13, 1–49.
- Rundel, P., Dillon, M.O., Palma, B., 1996. Flora and vegetation of Pan de Azúcar National Park in the Atacama Desert of Northern Chile. *Gayana Botánica* 53, 295–315.
- Rundel, P.W., Sharifi, M.R., Nilsen, E.T., Baker, G.A., Virginia, R.A., Shultz, L.M., 2014. Geomorphic landforms and plant community structure and dominance in the Central Desert Region of Baja California, México. *Madroño* 61, 105–114.
- Rundel, P., 2011. Convergence and divergence in Mediterranean-climate ecosystems. In: Billick, I., Price, M.V. (Eds.), *The Ecology of Place: Contributions of Place Based Research to Ecological Understanding*. The University Chicago Press, United States of America, pp. 93–108.
- Sandquist, D.R., Ehleringer, J.R., 1997. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Encelia farinosa* associated with contrasting desert environments. *New Phytol.* 135, 635–644.
- Schulz, N., Aceituno, P., Richter, M., 2011a. Phytogeographic divisions, climate change and plant dieback along the coastal desert of northern Chile. *Erkunde* 65, 169–187.
- Schulz, N., Boisier, J.P., Aceituno, P., 2011b. Climate change along the arid coast of northern Chile. *Int. J. Climatol.* 32, 1803–1814.
- Secretaría de Medio Ambiente, R.N.y.P., 2000. Reclasificación del Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Valle de Los Cirios. Diario Oficial de la Federación, Ciudad de México, México.
- Shreve, F., Wiggins, I.L., 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Siepielski, A.M., Morrissey, M.B., Buoro, M., Carlson, S.M., Caruso, C.M., Clegg, S.M., Coulson, T., DiBattista, J., Gotanda, K.M., Francis, C.D., Hereford, J., Kingsolver, J.G., Augustine, K.E., Kruuk, L.E.B., Martin, R.A., Sheldon, B.C., Sletvold, N., Svensson, E.L., Wade, M.J., MacColl, A.D.C., 2017. Precipitation drives global variation in natural selection. *Science* 355, 959–962.
- Spjut, R.W., 1996. *Niebla and Vermilacinia (Ramalinaceae) from California and Baja California*. Sida, Botanical Miscellany.
- Squeo, F.A., Olivares, N., Olivares, S., Pollastri, A., Aguirre, E., Aravena, R., Jorquera, C., Ehleringer, J.R., 1999. Grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Botánica* 56, 1–15.
- Svenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Kerkhoff, A.J., Boyle, B., Weiser, M.D., Elser, J.J., Fagan, W.F., Forero-Montaña, J., Fyllas, N., Kraft, N.J.B., Lake, J.K., Moles, A.T., Patiño, S., Phillips, O.L., Price, C.A., Reich, P.B., Quesada, C.A., Stegen, J.C., Valencia, R., Wright, I.J., Wright, S.J., Andelman, S., Jørgensen, P.M., Lacher Jr, T.E., Monteagudo, A., Núñez-Vargas, M.P., Vasquez-Martínez, R., Nolting, K.M., 2011. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 798–808.
- Thompson, M.V., Palma, B., Knowles, J.T., Holbrook, N.M., 2003. Multi-annual climate in Parque Nacional Pan de Azúcar Atacama Desert, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76, 235–254.
- Van Devender, T.R., 1990. Late quaternary vegetation and climate of the Sonoran desert, United States and Mexico. In: Betancourt, J.L., Van Devender, T.R., Martin, P.S. (Eds.), *Packrat Middens: The Last 40,000 Years of Biotic Change*. Arizona University Press, Tucson, pp. 134–163.
- Vargas, G., Rutllant, J., Ortíz, L., 2006. ENSO tropical-extratropical climate teleconnections and mechanisms for Holocene debris flows along the hyperarid coast of western South America (17°–24°S). *Earth Planet. Sci. Lett.* 249, 467–483.
- Vielle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J., Kattge, J., 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 13690–13696.
- Vogel, S., Müller-Doblies, U., 2011. Desert geophytes under dew and fog: the curly-whirlies of namaqualand (South Africa). *Flora – morphology distribution. Funct. Ecol. Plants* 206, 3–31.
- Whalen, M.A., 1987. Systematics of Frankenia (Frankeniaceae) in North and South America. In: Taxonomists, A.S.o.P. (Ed.), *Systematic Botany Monographs*, pp. 1–93.
- Woodward, F.I., Lomas, M.R., Kelly, C.K., 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 359, 1465–1476.
- Zimmermann, N.F.A., Ritz, C.M., Hellwig, F.H., 2010. Further support for the phylogenetic relationships within Euphorbia L. (Euphorbiaceae) from nrITS and trnL-trnF IGS sequence data. *Plant Syst. Evol.* 286, 39–58.

Capítulo III

Efectos de la topografía en la abundancia de especies y rasgos funcionales en los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California.

**Topography shapes local plant community and trait structure in the extremely arid Atacama and Baja California coastal fog deserts.
Acta Oecologica. Enviado**

Topography shapes local plant community and trait structure in the extremely arid

Atacama and Baja California coastal fog deserts

Bárbara Larrain-Barrios ^(1*), Juan C. Álvarez-Yépiz ⁽²⁾, Luis Faúndez ⁽³⁾, Alberto Búrquez ⁽¹⁾

¹ Instituto de Ecología, Unidad Hermosillo, Universidad Nacional Autónoma de México, Blvd. Luis Donaldo Colosio esq. Sahuaripa, Los Arcos, Hermosillo, Sonora 83250, México.

² Instituto Tecnológico de Sonora, Ciudad Obregón, Sonora 85000, México.

³ BIOTA Gestión y Consultorías Ambientales, Miguel Claro, 1224, Santiago, Chile.

(*)Author for correspondence: blarrain@iecologia.unam.mx

Highlights

- Species distribution and abundance patterns are more complex than traits
- Trait patterns are related to fog in Atacama and rainfall in Baja California
- A similar plant trait structure suggests analogous filtering processes in both deserts
- Topographic features related to moisture act as strong filters in both deserts
- Trait rather than species data could be useful to detect ongoing vegetation shifts

Abstract

Topography is broadly recognized as a strong driver of plant community organization, for example by influencing vegetation distribution and abundance. However, the role of topography on plant community trait structure is less understood. The relatively recent importance of the trait-based approach in community ecology has allowed functional traits to more closely link species abundance to their environment. Here, we explore if local topographic features, that can strongly influence soil water availability, are acting as abiotic environmental filters by driving the abundance and distribution of plant species and functional traits in the coastal fog deserts of Atacama in Chile and Baja California in Mexico. Using non-metric multidimensional scaling we evaluate the influence of fog, slope, northness, topographic wetness index and elevation- on the abundance of common species and functional traits. Abundance of species was related to several topographic variables that differed between deserts. Trait abundance patterns were clearer than those of species and a similar trait structure was identified in both deserts. Our results suggest that topography can strongly influence plant community assembly by driving the abundance of traits primarily linked to rainfall in Baja California and fog in Atacama. Changes in the abundance of key plant traits (e.g. leaf and stem succulence) should be a useful predictor of potential vegetation shifts under climate change.

Keywords: NMDS, functional structure, community assembly, environmental filters, species abundance, trait abundance

1. Introduction

Since the early 20th century, Clements (1916) and Gleason (1926) established the idea that assemblages either co-evolve as interdependent collections of species or are structured mostly at random. Since then, such deterministic and stochastic ideas have evolved into broad concepts about community assembly rules (Diamond, 1975). Community ecology over the last two decades has sought to identify and also explain patterns influencing plant community structure from a functional traits perspective, i.e., using a set of unique functional traits broadly defined as morphological, physiological or phenological features measured at the individual level that improve growth, reproduction and survival (Kattge et al., 2011; Violle et al., 2007). Functional traits, in turn, react to abiotic and biotic constraints and modify community assembly and ecosystem functioning (Díaz et al., 1998). This trait-based approach can lead to a more predictive ecological science, which should allow us to forecast or improve our grasp of the consequences of natural or anthropogenic changes (Álvarez-Yépiz, et al., 2019; Chown, 2012; ; McGill et al., 2006; Violle et al., 2014). Therefore, studying the distribution and abundance of both species and functional traits, especially in relation to environmental filters, should help us to better understand how communities are structured.

Environmental filters, or abiotic filters, are non-random processes directed by abiotic factors that constrain and ultimately shape plant community composition and abundance (Grime, 2006; Keddy, 1992), and therefore represent a key driver of community assembly (Díaz et al., 1998; Keddy, 1992). Early studies about the role of abiotic filtering for community assembly focused principally on species, which helped us to understand basic aspects of assembly, however, species may not suffice to understand all processes underlying community organization (Díaz and Cabido, 1997; Díaz et al., 1998; Kattge et al., 2011; Violle et al., 2014). Traits, as a complement of species data, open an opportunity to study hypotheses related to environmental filtering in plant communities because through traits we can relate individual fitness with constraining abiotic factors which can be acting as a filter in community, restricting presence or abundance species. MacArthur and Levins (1967) proposed that species abundance is constrained by their similarity. Hence, closely related species (e.g. closer in functional traits) could be experience increased competition and consequently be less abundant (Emerson and Gillespie, 2008).

Accordingly, Grime (2006) proposed that in extreme environments where abiotic factors likely play a significant role in shaping community structure there will be a narrower expression of functional traits, and therefore, a larger similarity among species should be expected. However, empirical data suggests that in some arid environments the functional composition of species seems to have a larger range of values and traits than expected (Le Bagousse-Pinguet et al., 2017). This apparent paradox has been explained by the coexistence of different and even contrasting species strategies in arid communities (Chesson et al., 2004; Larraín-Barrios et al., 2018; Le Bagousse-Pinguet et al., 2017). Despite this seeming divergence between predictions and empirical observations in very harsh environments, the relationship between trait abundance and local environmental filters remains largely unexplored especially in desert plant communities.

Coastal fog deserts are located on the western edge of North and South America, as well as, the African continent (Evenari et al., 1985). These formations are characterized by extreme aridity, but also by the presence of fog, an important source of moisture for plants (Cereceda et al., 2008; Rundel et al., 1991; Shreve and Wiggins, 1964; Spjut, 1996). In America, two deserts have been proposed as analogue biomes, the Pacific basin sections of coastal Atacama in Chile and the peninsular Baja California in Mexico (Evenari et al., 1985; Gibson, 1996). Despite not sharing any native species, these two areas contain comparable functional types or functional traits, likely due to their similar abiotic filter pressures, particularly, very low precipitation in Baja California and almost null in Atacama, and a sizable contribution of water from oceanic fog, which is higher in Atacama (Garcillán, et al., 2012; Larraín-Barrios et al., 2018). However, there are not equivalent and complete measures of fog, especially in Baja California where this phenomenon in the coastal desert is only described in the scientific literature (Rebman and Roberts, 2012; Shreve and Wiggins, 1964). At the regional level, these processes of coarse environmental filtering can determine which species and traits will be present in each community (HilleRisLambers et al., 2012; Kraft et al., 2015). At the local level, a second abiotic filter related to microclimatic conditions will ultimately determine which species will become dominant if the environment remains stable (Cingolani et al., 2007; de Bello et al., 2013; HilleRisLambers et al., 2012; Keddy, 1992; Noy-Meir, 1973).

Many studies have shown that topography modifies microclimatic attributes such as evapotranspiration, surface temperature and soil moisture, runoff and the incidence of solar radiation (Bennie et al., 2008; Méndez-Toribio et al., 2016; Stark et al., 2017). In desert ecosystems, topography features are of paramount importance for increasing moisture availability derived from fog or rainfall (Cereceda et al., 2008; Fischer et al., 2009; Larraín-Barrios et al., 2018). Our objective was to analyze how topographic features may be driving the distribution and abundance of species and functional traits in the foggy Atacama and Baja California deserts. We expect that in Atacama, a hyper-arid desert, the abundance of species and traits should be strongly related to the set of topographic conditions that improve moisture availability derived from fog, whereas in Baja California, a less arid desert, the abundance of species and traits should be related to the set of topographic conditions linked to moisture availability from rainfall.

2. Materials and methods

2.1. Study areas

We selected the coastal area of the Atacama Desert in northern Chile and the Sonoran Desert in the coastal northern Baja California peninsula (hereafter Baja California Desert) to establish two study areas comprising a belt about 120 km long and 5 km wide starting from the coast to 650 m elevation (24.5°- 25.5°S in Chile; 28.5°- 29.5°N in Mexico; Fig. 1). In order to summarize the climate of our study areas, temperature and precipitation data were obtained from four meteorological stations, two on each desert. These stations are located at the extremes of our study areas with data available online (DMC, 2017; SMN, 2017). Existing climatic data were analyzed in SigmaPlot v11 (Systat Software, San Jose, CA) (Table 1; Fig.1). In summary, (1) both deserts have warm summers and cold-rainy winters, (2) mean annual temperature in Baja California was slightly higher than Atacama (in both stations), (3) minimum annual temperature was higher in Atacama whereas maximum annual temperature was higher in Baja California, and (4) mean annual precipitation was almost nil in both stations of Atacama and about 150 mm in Baja California. Both deserts have significant fog influence, but it is stronger in Atacama (Larraín-Barrios et al., 2018; Peinado et al., 2008; Rundel et al., 1991; Schulz et al., 2011; Shreve and Wiggins, 1964). These areas have diverse plant assemblages and are rich in endemic species (Larraín-Barrios et al., 2018; Riemann and Ezcurra, 2007; Rundel et al.,

1991). The vegetation is dominated by perennial and succulent shrubs, and by columnar and shrubby cacti (Larraín-Barrios et al., 2018; Peinado et al., 2009; Rundel et al., 1991). In these deserts, floristic composition and plant communities change progressively with latitude and eastward as fog influence diminishes (Gajardo, 1994; Rundel et al., 1996; Shreve and Wiggins, 1964). In Atacama, terrain is steeper and the most relevant topographic feature is the coastal *Cordillera de la Costa* mountain range. The topography of the study area in Baja California is less rugged with hills and mesas; and a maximum coastal elevation of 650 m.

2.2. Environmental variables

At the local scale, topography determines fog movement and dew deposition (Cereceda et al., 2008). In the absence of a comprehensive and equivalent measure of the amount of fog in both deserts, we developed a model of spatial fog distribution to describe this factor locally and later associate it with trait distribution. The model combines data from elevation, steepness, and aspect to determine areas with differing fog influence. A higher probability of fog formation occurs on steeper areas as well as those nearest to the ocean, those that face prevailing winds from northwest or southwest (accordingly in north or south hemispheres), and areas between 200 and 1000 m where the influence of fog increases as elevation increases, as has been proposed in the literature (Cereceda 2008; Lobos Roco et al., 2018; Rebman and Roberts, 2012). All layers were derived from a 30 m resolution ASTER digital elevation model (<http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp>) using a geographic information system (SIG) QGIS 3.4.5 (2019) (see Appendix A1.1 for details on model construction).

We linearized aspect using northness and southness indexes (in North and South hemispheres, respectively). We also calculated eastness and the topographic wetness index (TWI) using the ASTER DEM. TWI is a proxy for soil moisture availability, which represent a relative measure of moisture available in a given site in relation to run-off water according to its slope (Kopecký and Čížková, 2010). Environmental layers of fog, northness, southness, eastness, TWI, elevation and slope were calculated for both study areas (see Appendix A1.2 for additional details on layer construction).

2.3. *Field sampling and species selection*

We characterized plant communities by sampling vegetation in 136 square plots (63 plots in Atacama and 73 in Baja California) of 100 m² each. (Fig.1). Plot location was intended to cover the range of elevation (50 to 650 m), slope and aspect of each study area. In each plot, we recorded species identity, number of individuals and cover area estimated from the maximum and minimum diameter (perpendicular to each other) of each individual. We used plant cover as a measure of species abundance. Only perennial and biennial species were included. From the species pool, we selected those in the third quartile of abundance because these are assumed to contain the most representative traits (see Appendix A2 for a checklist and abbreviations). Later, for the plant community ordination analysis, we dropped those species and traits that were present in less than five percent of plots, or in more than 95% to reduce their strong influence of rare and very abundant species in the analysis (Alvarez Yépez et al., 2011).

2.4. *Functional structure of plant communities and ordination analysis*

We used seven traits which were reclassified into 18 categories to explore local functional trait patterns on each desert (see Table 2) based on a previous study in the same study areas (Larraín-Barrios et al., 2018). Trait categories per each species were assigned from functional trait databases (Kattge et al., 2011), field measurements and literature information. We constructed plot-species and plot-trait abundance matrices in order to perform the ordination analysis of each desert. Trait abundance was a function of the plant cover of individuals, i.e. a trait was as abundant as its cover in a plot.

We used Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) to perform separate ordinations of traits and species using abundance data from Atacama and Baja California deserts. NMDS is considered one of the best ordination methods in community ecology because of its accuracy to define gradients and its flexible structure of data entry (McCune et al., 2002). NMDS finds the representation of data in a few dimensions (chosen by the user) using a distance matrix. Ordination distance reflects the similarity between analyzed objects. We used the *vegan* package version 2.0-10 (Oksanen et al., 2018) in *R* program version 2.5-3. Before selecting the final program configuration requirements, we tested our data set in NMDS using raw data and normalized data (log-transformed data), choosing those with better performance measured with stress values (a measure of goodness of fit in

NMDS). Since Euclidean distances resulted in higher stress values, we applied the Bray-Curtis distance, which has been recommended to improve the method performance in ecological data (McCune et al., 2002). We used metaMDS in *vegan* with 50 random starting configurations to find a stable solution. We ran and replicated this procedure 20 times and selected the solution with the lowest stress value for each desert. Because NMDS is an unconstrained method, we first obtained the ordination and then tried to find the best fit of environmental variables over that ordination. The fit of environmental vectors was performed using *envfit* function in *vegan* package. We used Kruskal's Stress index to evaluate the ordination performance (McCune et al., 2002). Since *envfit* fits environmental vectors onto the whole ordination, to help in the interpretation of the environmental gradients found by NMDS, we correlated the environmental variables individually with trait abundance using Spearman's rank correlation to analyze possible monotonic non-linear relationships using SigmaPlot v11.

3. Results

3.1. Ordination analysis

3.1.1. Species abundance

There were no species shared between deserts out of 25 species in Atacama and 32 in Baja California in the third quartile of abundance. NMDS ordination analyses produced *fair* stress values in Atacama and Baja California. We report the results on log-transformed data that showed lower stress values in both deserts (0.116 in Atacama; 0.145 in Baja California).

In Atacama (Fig. 2a), species distributed mainly along axis 1 through a gradient of increasing fog and decreasing eastness, which means that west aspects, facing the ocean, could be more humid due to fog presence, contrary to east aspects that do not receive this humidity since they stay outside of prevailing winds that carry fog. Axis 2, on the other hand, represented a southness gradient. In both cases, fog and southness represented more humid sites while arid conditions prevailed at the other extreme of these gradients (towards north and east). Some species such as *Monttea chilensis*, *Eulychnia iquiquensis*, *Atriplex taltalensis* and *Solanum brachyantherum* showed a clear affinity to west-facing sites with a strong influence of fog. On the other hand, *Oxyphyllum ulicinum*, *Tetragonia maritima*, *Nolana leptophylla* were more abundant on level sites outside fog influence. Individual

species correlation showed that the abundance of the last two species is higher in low elevations, i.e., outside fog influence area, and the last one is further negatively correlated with southness, i.e., also in drier north-facing slopes (see Appendix A4.1), reinforcing the interpretation of a humidity gradient in axis 1. There was not a clear pattern of species distribution along axis 2. However, the abundance of some species showed higher affinity to south-facing slopes (*Chenopodium paniculatum*), whereas others species were more abundant on sites oriented to the north (*Deuterocohnia chrysantha* or *Copiapoa haseltoniana*).

In Baja California (Fig. 2b Table 3), species ordination along environmental gradients appeared more complex than in Atacama. Axis 1 represented a gradient of increasing northness and decreasing elevation; however, this gradient was not very strong since these variables seemed to contribute also to axis 2, which was mainly a gradient of increasing slope with decreasing fog and TWI. Along axis 1, species such as *Pachycereus pringlei* and *Ambrosia bryantii* were more abundant on sites at higher elevation (to see individual correlations Appendix A4.2), and on the opposite extreme of this gradient, *Frankenia palmeri* and *Pachycormus discolor* increased their abundance (at lower elevation sites). Along axis 2, it can be seen that species like *Ambrosia dumosa* were located on very steep slopes with weaker fog and TWI influence, which suggests *A. dumosa* and other nearby species are highly resistant to water stress (Fig. 2b). Meanwhile, species such as *Cylindropuntia cholla*, *Viscainoa geniculata* or *Lycium sp.* were located on less steep slopes with high TWI and fog influence, suggesting lower drought tolerance and thus more dependence on water derived from fog and the occasional rainfall. Our results indicate that species ordination was more complex than trait ordination (described below), especially in Baja California where topography seems to form intricate environmental gradients contributing to the observed species distribution and abundance.

3.1.2. Trait abundance

The ordination analysis of trait abundance using log-transformed data produced high-stress values (stress > 1.5) and thus not optimal results. Because NMDS ordination can deal with non-normal data (McCune et al., 2002) we used our raw trait abundance data. Our three-dimensional results gave a stress value of 0.073 for Atacama and 0.95 for Baja California; both of these are considered *good* stress values Kruskal's Stress index.

Similarly to species ordination, we only show axes 1 vs. 2 (see Appendix A3 for plots of axis 1 vs. 3 and axis 2 vs. 3). In contrast to species ordination, we found that trait ordination was better able to separate different (trait) groups. In Atacama, two general groups of traits were separated along axis 1 and 2 (Fig. 3a): mostly succulent vs. mostly non-succulent plants. Any environmental factor was strongly related to axis 1 (Table 3). Interestingly, elevation was the only variable defining group separation along axis 2 (Fig. 3a, Table 3). Therefore, axis 2 is an altitudinal gradient which can be interpreted as a humidity gradient because elevation is positively related to fog, where the (mostly) succulents group became more abundant as elevation increased. This group (upper left quadrant) is composed of six stem or whole plant traits (SucSchrub, GStem, CAM, IndStem, SucStem, SucTree). The other traits, mostly non-succulent leaf traits (lower right quadrant), comprise a diverse set of traits such as evergreen, deciduous, SucLeaf, IndLeaf, C₃, among others, whose abundance increased at lower areas, a pattern contrary to that of succulents.

In Baja California, the configuration of trait abundance along axis 1 seems not related to any of the measured environmental variables (Fig. 3b, Table 3). However, as in Atacama, two trait groups segregated along axis 2: the stem traits succulent group, with the same traits of Atacama, located to the bottom half of the ordination and the mostly non-succulent leaf trait cluster located to the upper half of the ordination (see Figure 3b). As in Atacama, SucTree is slightly disconnected from the succulent group. Significant variables that define axis 2 were slope and TWI (Fig. 3b, Table 3). Axis 2 in Baja California ordination can be considered a gradient of increasing slope steepness with decreasing TWI. Non-succulents become more abundant along this gradient, i.e their abundance increases on steeper sites with lower TWI values (Fig. 3b, Table 3). Conversely, succulents' abundance increased on flat sites with higher TWI and theoretically lower water stress.

In summary, our results suggest a similar ordination of traits in both studied deserts; there were two main general groups (mostly succulent stem traits and mostly non-succulent leaf traits) that separated along axis 2, but environmental gradients were composed by different topographic variables; elevation in Atacama and slope steepness (negatively correlated with TWI) in Baja California.

4. Discussion

The limited amount of precipitation, mediated by topography, acts as a strong abiotic filter in Atacama and Baja California coastal desert communities. This strict aridity filter seems to be ameliorated by a comparatively higher amount of fog in Atacama and rainfall in Baja California, which differentially influence the abundance and distribution of plant species and their traits, as we expected. The similar trait (but not species) structure in both deserts suggests convergence in relation to characteristics that help plants improving water uptake, storage and use according to the predominant water source: fog vs. rainfall.

4.1. Patterns of species abundance

In Atacama, the main environmental gradient for species abundance was represented by an axis of increasing eastness with decreasing fog (axis 1), meaning that slopes facing west were more humid due to fog presence. Some species showed a clear affinity to west-facing sites (e.g. *Monttea chilensis*, *Eulychnia iquiquensis*, *Atriplex taltalensis* and *Solanum brachyantherum*). In these ‘milder’ microhabitats, there was higher abundance of two evergreen species but also of species with deciduous and succulent strategies. The high diversity of species with varied functional types in these conditions is in tune with the theory that suggests that different strategies allow differences resource use, which may promote species coexistence (Chesson et al., 2004; Le Bagousse-Pinguet et al., 2017; Rundel et al., 1980). On the drier extreme of this gradient, with a weaker influence of fog, we found species like *Oxyphyllum ulicinum*, *Tetragonia maritima* and *Nolana leptophylla*. They all have succulent leaves, a trait associated with water storage that is fairly common in fog deserts (Larraín-Barrios et al., 2018). Succulent leaves help plants to preserve water and exclude salts (Dillon et al., 2009; Rundel et al., 1980), conferring them a competitive advantage in this dry and saline environment.

On the other hand, most cacti species, all endemic to the coastal Atacama fog desert, were abundant on northern aspects or drier lower sections at the margin of fog influence (e.g. *Copiapoa cinerea*). The higher abundance of cacti species appears related to the lower-middle elevation, similar to the pattern found by other authors at nearby areas (Guerrero et al., 2011; Rundel and Mahu, 1976; Schulz et al., 2011). However, *E. iquiquensis*, an emblematic species of the coastal Atacama fog desert, was associated with axis 1 (west slopes and higher elevation). In our study sites, this succulent tree reaches its

abundance peak at higher elevation near 600 m, and above our plots, within the area under major fog influence that occurs between 600 and 800 m (Rundel and Mahu, 1976; Schulz et al., 2011). Our results on the distribution and abundance of species in Atacama are consistent with other studies in this area, although in the literature elevation has been proposed as a principal gradient related to fog, topographic variation in general seems to fine-tune species distribution (Rundel et al., 1991; Rundel and Mahu, 1976; Schulz et al., 2011).

In the Baja California Desert, the abundance of *Pachycereus pringlei*, a prominent and conspicuous arborescent cactus, was clearly related to elevation (axis 1) and this pattern is clearer in Mesa San Carlos towards the northern portion of our study area. Also, despite the lower weight of northness in the species ordination, it seems to have an important influence on species like *Agave shawii* and *Aesculus parryi*, which were abundant in the less harsh north-facing aspects, consistent with the mesic conditions prevalent along its main distribution in Mediterranean coastal environments to the north of our study area (Turner et al., 1995). At the other extreme of slope-aspect, species such as *Atriplex* spp. were more abundant in southern slopes, consistent with the affinity of this genus to dry and saline soils (Nogues-Bravo et al., 2008). The second axis represents a gradient moving from flat sites with higher TWI (more humid sites) towards steeper surfaces with lower TWI (drier sites). Interestingly, *Ambrosia dumosa* was very abundant in the driest section of axis 2 whereas most other species were located at the other extreme, e.g. *Cylindropuntia cholla*, *Viscainoa geniculata* or *Lycium* sp. These species have higher abundance in areas with high TWI values probably because they occur on alluvial plains - *bajadas* (*sensu* Rundel, 2014) - receiving more run-off water (increasing TWI) than steeper slopes with coarser soils (Rundel et al., 2014; Schulz et al., 2011). Therefore, we can expect more species inhabiting these *bajadas*. Although we found significant statistical values to support the environmental vectors on the ordination of species abundance, the multiple vectors retained in the ordination was not helpful to clarify species patterns especially in Baja California. The abundance of species in the coastal desert of Baja California could be thus driven by a strong interaction among variables or else, there are other variables acting as drivers (Le Bagousse-Pinguet et al., 2017), including those of biotic nature (Butterfield et al., 2010). Furthermore, the peninsular characteristic of the Baja California Desert likely makes it a

unique spot where multiple environmental factors interact to shape local vegetation (Rebman and Roberts, 2012).

4.2. Patterns of trait abundance

Patterns of trait abundance and distribution were clearer than those of species in both studied deserts. In Atacama, we found a strong elevation gradient (axis 2 in trait ordination), which has been related to the increasing influence of fog that starts above 50 m and reaches its greater influence between 600-800 m, decreasing above this elevation (Cereceda et al., 2008). Remarkably, trait abundance at lower elevations, considered a drier section of the gradient, is represented by leaf traits (not stem traits), including those C_3 and deciduous as well as succulent leaves. Succulence in leaves was identified as a diagnostic trait for Atacama and Baja California deserts (Rundel et al., 1980; Larraín-Barrios et al., 2018). Most of the species that have this trait in our studied area are evergreens with small leaf area and many have also leaf indumenta (pubescence). Altogether these traits form a well-defined morpho-functional strategy that helps plants to cope with extreme drought. At the other extreme of this gradient, a humid section, also in Atacama (higher elevation in our plots, 650 m), stem traits (not leaf traits) were more relevant. Succulent stems and stems with CAM photosynthesis represent whole-plant traits that are specialized for and therefore increase survival in very arid environments (Anderson, 2001; Gibson, 1996). Succulent stems are considered an adaptive trait when deeper soil water is unavailable (Chesson et al., 2004; Schwinning and Ehleringer, 2001), for example, *E. iquiquensis* (SucTree) that has superficial roots (Hoffmann and Walter, 2004). At higher elevation, topography is steeper and water retention and infiltration are minimal due to precipitation runoff towards the lowlands and however, this is the most humid section of gradient because of fog. Therefore, species with stems that store water (succulent stems and stems with CAM, particularly SucTree) may have an advantage at higher elevation sites with strong fog influence, which is especially important under the highly erratic rainfall that is typical of Atacama.

In Baja California, the main environmental gradient for trait abundance was represented by an axis of increasing slope steepness (a measure of change in local elevation) with decreasing TWI (axis 2), which means that abrupt slopes represent less humid sites due to precipitation runoff and higher evapotranspiration. This type of gradient

has been explored in other deserts where slope strongly affects patterns of local vegetation distribution (Parker, 1991). Succulent stem traits were more abundant at lower slopes where TWI was higher, whereas leaf traits were more abundant at steeper slopes with lower TWI. For example, SucTree was one of the most abundant traits on sites with lower slope and with higher TWI, i.e, as in Atacama, in the most humid section of the gradient. Contrastingly, evergreen and LAmin were more abundant on steeper slopes with lower TWI. In both deserts, Succulent-CAM formed a separate group related to less harsh conditions.

In summary, we detected a similar pattern in trait ordination between Atacama and Baja California plant communities. The trait filtering processes was driven in both cases by a gradient of humidity originated from different sources: fog (related to elevation variable) in Atacama, and rainfall (related to TWI-Slope variables) in Baja California. In Atacama the highest humidity is present in places with steep slopes with high fog influence, meanwhile, in Baja California the highest humidity is present in the plains and comes mainly from rainfall. Clearly, both sources of humidity are strongly related to topography. Accordingly, trait abundance was driven by the humidity gradient and interestingly trait ordination in both deserts was similar: the mostly succulent stem traits a group was related to more humid conditions and the mostly non-succulent leaf traits was related to drier conditions This counterintuitive distribution pattern can be partially explained by the shallow root system of succulent trees vs. deeper roots of non-succulents, which may allow them to exploit the predominantly different water sources.

The abiotic filter has been recently questioning in community ecology, essentially because species and traits patterns could be similar to those established under the biotic interactions (Kraft *et al.*, 2015). However, this issue is related to scale of evaluation, the isolation of communities preventing immigration processes and the type of data used to evaluate the filter (purely observational or including abundance data) (Cadotte and Tucker, 2017). In this study, we evaluate the community structure by the comparison of species and traits patterns in two distant geographically and phylogenetically fog deserts (Larraín-Barrios *et al.*, 2018). The similitude in functional trait composition (Larraín-Barrios *et al.*, 2018), the geographical isolation condition of Atacama and Baja California deserts, and the similitude in the pattern of trait abundance related to humidity gradients, supports the idea

of abiotic filtering processes in this extremely arid communities (Cadotte and Tucker, 2017; Kraft *et al.*, 2015). Our overall results suggest that similar traits are being filtered by the extremely arid environment of Atacama and Sonora deserts.

5. Conclusions

In both deserts, environmental filters were associated to topography. The pattern of species distribution and abundance was more complex than that of traits. There was a similar trait ordination in Atacama and Baja California likely due to similar vegetation responses to environmental filtering. Two main trait groups, mostly non-succulent leaves vs. mostly succulent stems, segregated along environmental gradients composed by topography: elevation in Atacama (related to fog presence), and slope steepness (negatively correlated with TWI) in Baja California. Therefore, at a local scale, topography is equally crucial for community assembly in Atacama and Baja California due to its association with different environmental moisture variables. A pattern that can be better explained using species and trait abundances.

If differences in precipitation drive large changes in community assembly, we could expect that forecasted variations in precipitation under future climate change scenarios will have a substantial effect on plant community composition. The same applies to local and regional variation in fog presence. Although the future of these vulnerable and highly endemic communities of Atacama and Baja California deserts remains uncertain, our findings provide a basis to understand the species and functional composition of these deserts and establish better tools to forecast vegetation changes due to climate change. Because the pattern of trait abundance, as opposed to species abundance, was clearer in both deserts, trait abundance data and environmental variables detected here could be used for modeling vegetation changes under the different Intergovernmental Panel on Climate Change greenhouse gas emissions scenarios.

6. Acknowledgements

This work was supported by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (studentship 231835), Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and by the Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado, UNAM to BLB. We are grateful to Dr. Carlos Martorell for critically reviewing a previous version of this manuscript. Dr. Enriquena Bustamante provided logistic support.

7. Author contributions

BLB and AB contributed to the original idea for research; BLB, LF and AB led the fieldwork; BLB and JCAY analyzed and interpreted data and wrote the manuscript. All authors provided ideas, critical feedback, review the manuscript along all the process and approved the final version.

8. Literature

1. Álvarez-Yépez, J.C., Dovčiak, M., Búrquez, A., 2011. Persistence of a rare ancient cycad: Effects of environment and demography. *Biological Conservation* 144, 122-130.
2. Álvarez-Yépez, J.C., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Dovciak, M., 2019. A trait-based approach to the conservation of threatened plant species. *Oryx* 53, 429-435.
3. Anderson, E.F., 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland, Or.
4. Bennie, J., Huntley, B., Wiltshire, A., Hill, M.O., Baxter, R., 2008. Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling* 216, 47-59.
5. Butterfield, B.J., Betancourt, J.L., Turner, R.M., Briggs, J.M., 2010. Facilitation drives 65 years of vegetation change in the Sonoran Desert. *Ecology* 91, 1132-1139.
6. Cereceda, P., Larrain, H., Osses, P., Farias, A., Egana, I., 2008. The spatial and temporal variability of fog and its relation to fog oases in the Atacama Desert, Chile. *Atmospheric Research* 87, 312-323.
7. Chown, S.L., 2012. Trait-based approaches to conservation physiology: forecasting environmental change risks from the bottom up. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 3671, 1615-1627.
8. Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D., Díaz, S., 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits?. *Journal of Vegetation Science* 18, 911-920.
1. Clements, F., 1916. *Plant Succession an Analysis of the Development of Vegetation* Carnegie Institution of Washington, Washington.
2. Chesson, P., Gebauer, R.L., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M.S., Sher, A., Novoplansky, A., Weltzin, J.F., 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141, 236-253.
3. de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F., Thuiller, W., 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 36, 393-402.
4. Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities, in: Diamond, J.M., Cody, M. (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Boston, pp. 342-344.
5. Díaz, S., Cabido, M., 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8, 463-474.
6. Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
7. Dillon, M.O., Tu, T., Xie, L., Quipuscoa Silvestre, V., Wen, J., 2009. Biogeographic diversification in *Nolana* (Solanaceae), a ubiquitous member of the Atacama and Peruvian Deserts along the western coast of South America. *Journal of Systematics and Evolution* 47, 457-476.
8. Dirección Meteorológica de Chile (DMC), 2017. Normales Climatológicas. <http://www.meteochile.gob.cl/> (accessed December 2017).
9. Emerson, B.C., Gillespie, R.G., 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 619-630.
55. Evenari, M., Noy-Meir, I., Goodall, D.W., 1985. *Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier, New York, USA. 365p.
10. Fischer, D.T., Still, C.J., Williams, A.P., MacDonald, G., 2009. Significance of summer fog and overcast for drought stress and ecological functioning of coastal California endemic plant species. *Journal of Biogeography* 36, 783-799.
11. Gajardo, R., 1994. *La vegetación natural de Chile. Clasificación y Distribución Geográfica*. Editorial Universitaria, Santiago.
12. Garcillán, P.P., Vega, E., Martorell, C., 2012. The *Brahea edulis* palm forest in Guadalupe Island: A North American fog oasis? *Revista Chilena de Historia Natural* 85, 137-145.
13. Gibson, A.C., 1996. *Structure-function relations of warm desert plants*. Springer-Verlag Heidelberg, Berlin. 215p.
14. Gleason, H., 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Torrey Botanical Society* 53, 7-26.
15. Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255-260.

16. Guerrero, P.C., Durán, A.P., Walter, H.E., 2011. Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama desert to Mediterranean Chile. *Journal of Arid Environments* 75, 991-997.
17. HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 227-248.
18. Hoffmann, A., Walter, H.E., 2004. *Cactáceas en la flora silvestre de Chile*. Ediciones Fundación Claudio Gay, Santiago, Chile.
19. Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin III, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerckhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschold, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905-2935.
20. Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
21. Kopecký, M., Čížková, Š., 2010. Using topographic wetness index in vegetation ecology: does the algorithm matter? *Applied Vegetation Science* 13, 450-459.
22. Kraft, N.J., Godoy, O., Levine, J.M., 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proc Natl Acad Sci U S A*.
23. Larraín-Barrios, B., Faúndez-Yancas, L., Búrquez, A., 2018. Plant functional trait structure in two fog deserts of America. *Flora* 243, 1-10.
24. Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., de Bello, F., Fonseca, C.R., Kattge, J., Valencia, E., Leps, J., Liancourt, P., 2017. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology* 105, 1058-1069.
25. MacArthur, R., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101, 377-385.
26. McCune, B., Grace, J.B., Urban, D.L., 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design.
27. McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178-185.
28. Méndez-Toribio, M., Meave, J.A., Zermeño-Hernández, I., Ibarra-Manríquez, G., 2016. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27, 1094-1103.
29. Nogues-Bravo, D., Araujo, M.B., Romdal, T., Rahbek, C., 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453, 216-219.
30. Noy-Meir, I., 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 25-51.
31. Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., HeleneWagner, 2018. *Community Ecology Package*, 2.5-3 ed. Ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists.
32. Parker, K., 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography* 18, 151-163.

33. Peinado, M., Aguirre, J.L., Delgadillo, J., Macías, M.Á., 2008. A phytosociological and phytogeographical survey of the coastal vegetation of western North America. Part I: plant communities of Baja California, Mexico. *Plant Ecology* 196, 27-60.
34. Peinado, M., Macías, M.Á., Aguirre, J.L., Delgadillo, J., 2009. A phytogeographical classification of the North American Pacific coast based on climate, vegetation and a floristic analysis of vascular plants. *Journal of Botany* 2009, 1-30.
35. QGIS Geographic Information System, 2019. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
36. Rebman, J., Roberts, N. 2012. Baja California plant field guide. San Diego Natural History Museum, Sunbelt Publications, San Diego, CA. 451p.
37. Riemann, H., Ezcurra, E., 2007. Endemic regions of the vascular flora of the peninsula of Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 18, 327-336.
38. Rundel, P., Dillon, M.O., Palma, B., 1996. Flora and vegetation of Pan de Azúcar National Park in the Atacama Desert of Northern Chile. *Gayana Botánica* 53, 295-315.
39. Rundel, P., Dillon, M.O., Palma, B., Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Ehleringer, J., 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13, 1-49.
40. Rundel, P., Ehleringer, J., Mooney, H.A., Gulmon, S.L., 1980. Patterns of Drought Response in Leaf-Succulent Shrubs of the Coastal Atacama Desert in Northern Chile. *Oecologia* 46, 196-200.
41. Rundel, P., Mahu, M., 1976. Community structure and diversity in a coastal fog desert in northern Chile. *Flora*, 493-505.
42. Rundel, P.W., Sharifi, M.R., Nilsen, E.T., Baker, G.A., Virginia, R.A., Shultz, L.M., 2014. Geomorphic landforms and plant community structure and dominance in the Central Desert Region of Baja California, México. *Madroño* 61, 105-114.
43. Servicio Meteorológico Nacional (SMN), 2017. Normales Climatológicas. <http://www.smn.cna.gob.mx/> (accessed December 2017).
44. Schulz, N., Aceituno, P., Richter, M., 2011. Phytogeographic divisions, climate change and plant dieback along the coastal desert of northern Chile. *Erdkunde* 65, 169–187.
45. Schwinning, S., Ehleringer, J.R., 2001. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* 89, 464-480.
46. Shreve, F., Wiggins, I.L., 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press, Stanford, California. 840p.
47. Spjut, R.W., 1996. Niebla and Vermilacinia (Ramalinaceae) from California and Baja California. *Sida, Botanical Miscellany* 14, 1-208.
48. Stark, J., Lehman, R., Crawford, L., Enquist, B.J., Blonder, B., 2017. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. *Oikos* 126, 1650-1659.
49. Turner, R.M., Bowers, J.E., Burgess, M., 1995. Sonoran desert plants: an ecological atlas. The University of Arizona Press, Salt Lake City. 504p.
50. Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116, 882-892.
51. Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J., Kattge, J., 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 13690-13696.

TABLES

Table 1. Mean annual temperatures and precipitation for the four meteorological stations in the study areas. MAT=mean annual temperature, MAAT=mean maximum annual temperature, MIAT=mean minimum annual temperature, MAP=mean annual precipitation. N= years, values are mean values \pm SD.

AREA	STATION	N	MAT	MAAT	MIAT	MAP
Atacama	Cerro Moreno	35	16.63 \pm 0.54	20.01 \pm 0.6	14.34 \pm 0.5	2.51 \pm 3.46
	Taltal	14	17.78 \pm 0.66	22.24 \pm 0.81	14.74 \pm 0.61	30.69 \pm 21.11
Baja	El Rosario	48	18.37 \pm 1.98	25.02 \pm 2.73	11.73 \pm 2.28	168.6 \pm 136.57
California	Santa Rosalía	31	18.32 \pm 2.63	24.54 \pm 4.53	12.11 \pm 1.73	127.22 \pm 147.56

Table 2. Functional traits used in this study and their description. Category column indicates details and abridged names.

Trait	Category	Trait Description
Leaf Area (mm)	25-225mm ² (LAm _{ed}) <25mm ² (LAm _{in})	Smaller mean surface area of leaf (mm ²) reduces rate of transpiration
Leaf Phenology	Deciduous Evergreen	The period that leaves remain active. Depending on the category, it prevents water loss
Indument	Leaves (IndLeaf) Stems (IndSt) Stems and Leaves (IndLSt)	Hairs, trichomes, pubescence, or waxes reduce water loss due to transpiration and increased reflectance
Photosynthetic Pathway	C ₃ CAM	CAM improves photosynthetic performance in dry conditions
Succulence	Stems (SucSt) Leaves (SucLeaf) Stems and Leaves (SucLSt)	Tissues for water and nutrient storage to improve performance in dry periods
Green stems	Presence of photosynthetic tissues in stems, barks (GStem)	Carbon sequestration when leafless and increased water efficiency.
Growth Form	Shrub Succulent Shrub (Suc Shrub) Subshrub Rosette Succulent Tree (SucTree)	Plant morphology associated to ecophysiological traits suited to different stressful environments

Table 3. Summary of species and trait ordinations. Values represent R-squared values and significance of fitted environmental variables in the NMDS analysis. Values in parentheses are not significant. TWI=topographic wetness index.

Environmental vectors	Species		Traits	
	Atacama	Baja California	Atacama	Baja California
Elevation	(0.0707/0.125)	0.394;0.001	0.3057; 0.001	(0.0274/0.368)
Fog	0.1487;0.011	0.1314;0.009	(0.0734/0.106)	(0.092/0.034)
Eastness	0.1233;0.025	(0.0274/0.39)	(0.0467/0.254)	(0.0517/0.164)
Southness/Northness	0.1608;0.008	0.1663;0.005	(0.0551/0.192)	(0.0963/0.026)
Slope	(0.0138/0.683)	0.1035;0.027	(0.0499/0.214)	0.1446;0.006
TWI	(0.0071/0.818)	0.2101;0.002	(0.0446/0.258)	0.1364/0.01

FIGURES

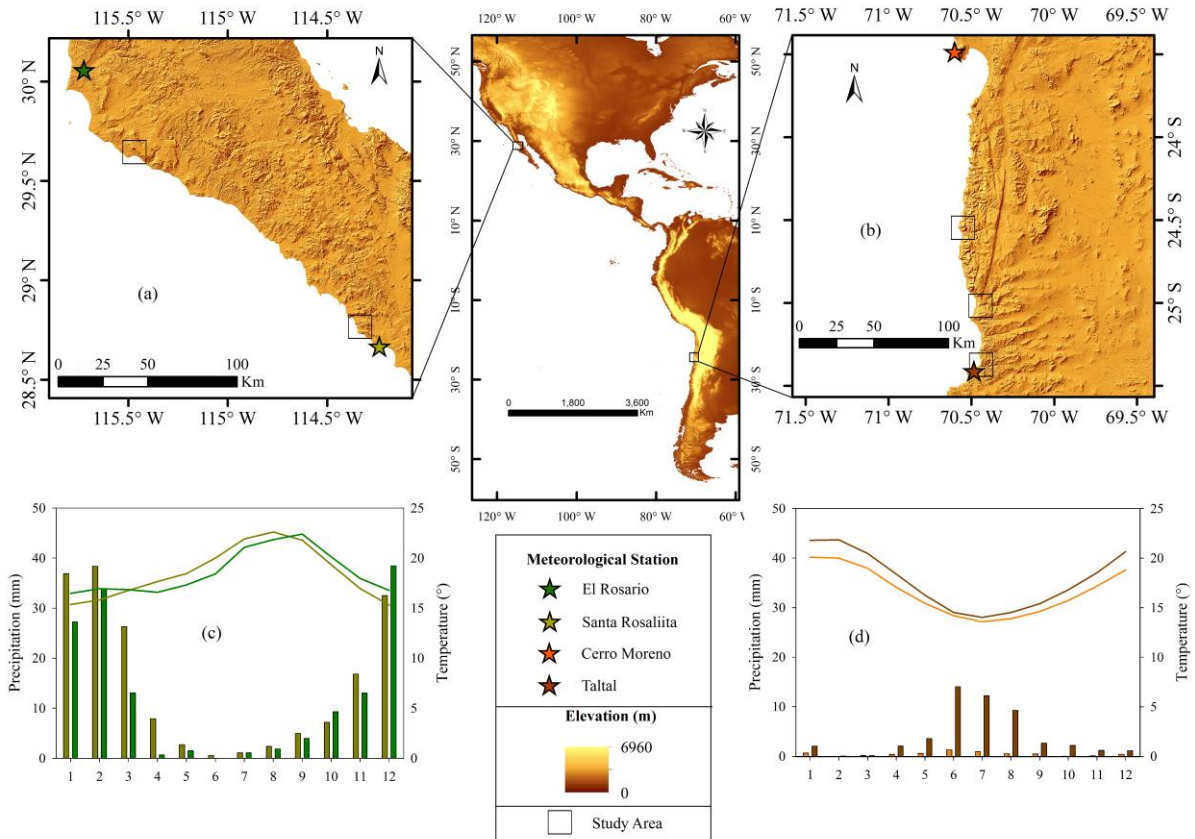
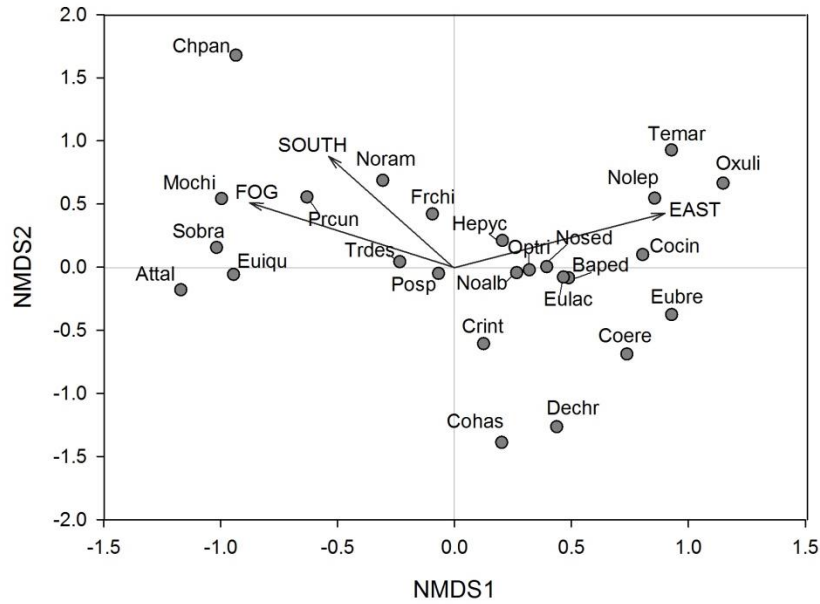


Figure 1. Location of study areas, sampled sites, meteorological stations and climatic summary. Figures: (a) El Rosario, Ensenada, México (30.06°N, 115.72°W, 40 m; 1953-2010); Santa Rosaliita, Ensenada, México (28.67°N, 114.24°W, 8 m; 1978-2010); (b) Cerro Moreno, Antofagasta, Chile (23.48°S, 70.60°W, 137 m; 1978-2012); Taltal, Antofagasta, Chile (25.42°S, 71.4 70.57°W, 39 m; 1920-1932). Climatic summary, bars are monthly precipitation means and lines monthly temperature means: (c) El Rosario in dark green, Santa Rosaliita in olive green; (d) Cerro Moreno in orange, Taltal in brown.

a)



b)

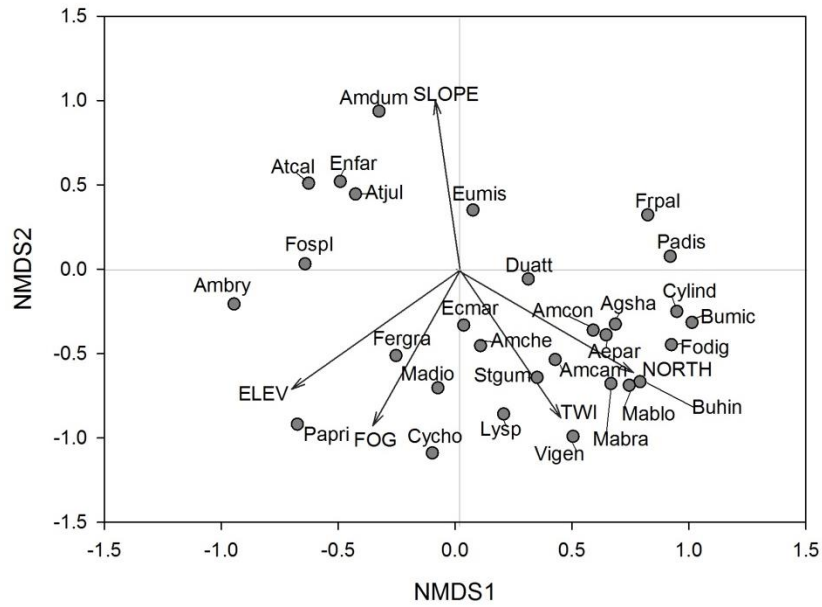
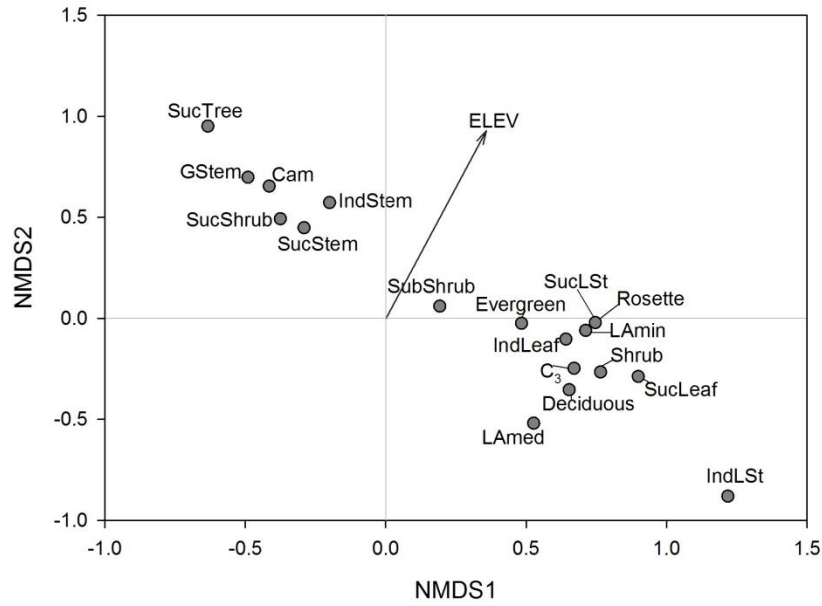


Figure 2: Non-metric multidimensional scaling (NMDS) biplot ordination of species abundance in (a) Atacama and (b) Baja California. Only statistically significant environmental vectors were drawn ($p < 0.05$, see Table 3). Axis 1 vs 3 and 2 vs 3 in Appendix A3.1.

a)



b)

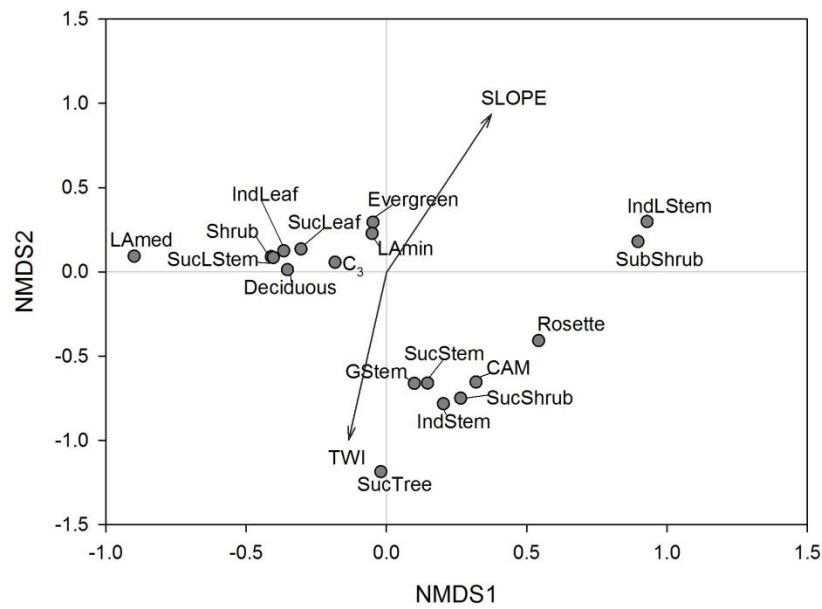


FIGURE 3: Non-metric multidimensional scaling (NMDS) biplot ordination of trait abundance in (a) Atacama; (b) Baja California. Only statistically significant environmental vectors were drawn ($p < 0.05$, see Table 3). Axis 1 vs 3 and 2 vs 3 in Appendix A3.2.

APPENDIX

A1: Construction of environmental topographic variables

A1.1 Fog model

In the coastal Atacama Desert as well as in the coastal Baja California Desert, fog formation is driven by the interaction of cold oceanic currents and adiabatic atmospheric dynamics. Once formed, the fog moves with prevailing winds. Its inland advance is determined by climate and local topographic features (Cereceda *et al.*, 2008). Using a digital elevation model (Aster DEM, 30m resolution, available at <http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp/>) we created a digital layer showing the probability of fog on the studied areas based on topography features. This layer was generated using the method of Multi-Criteria Decision Analysis proposed by Saaty (1980) assigning weights that reflect the relative importance of the variables and criteria used. The importance of each criterion inside each variable was obtained from the literature and from field experience.

To generate the fog distribution model, four variables with direct influence on fog formation and its movement were considered: (i) proximity to the sea (linear distance to the ocean), (ii) elevation, (iii) aspect, and (iv) slope (Cereceda *et al.*, 2008). For each variable, a series of criteria divided the range into an ordinal increasing likelihood of fog presence. Because we establish the importance of our criteria in each variable, these criteria need to be evaluated to assign a correct weight that is consistent with the proposed importance judgment.

We considered an equivalent criteria selection on each desert. However, as deserts are located in different hemispheres, for example, the aspect criteria are opposite between them; south aspect is more humid than northern aspect in the Atacama and south aspects are drier in Baja California, meanwhile west aspect is equally humid on both. Also, elevation in the Atacama has an additional criterion because the coastal mountain range is higher than the relief in Baja California and the fog effect can be irrelevant above 1000 m in the Atacama because of the inversion layer or above the highest elevation in Baja California. The criteria and variables used to generate the fog for each of the studied areas are shown in Table 1.

To assign weights and evaluate our judgments about the importance of criteria, we created a square matrix (pairwise comparison) of criteria against criteria for each one variable, in order to establish comparable importance relationships. To complete the matrices, Saaty (1980) constructed a scale of measurement to make the relevant comparisons of criterion with criterion (matrix of comparison by pairs) with these values: 1 = Equal importance; 3 = Moderate importance; 5 = Essential importance; 7 = Very vital importance; 9 = Extreme vital importance.

Table 1. Variables, its criteria and the importance assigned to each criterion used to generate weights and evaluate judgments. AT: Atacama; BC: Baja California

VARIABLE	AREA	CRITERIA					Assigned importance
		C1	C2	C3	C4	C5	
Elevation (m)	AT	0 - 200	200 - 400	400 - 600	600 - 800	> 800	C5>C4>C3>C2>C1
	BC				> 600	-	C4>=C3>C2>C1
Slope (°)	AT	0 - 15	15 - 30	30 - 45	45 - 90	-	C4>C3>C2>>C1
	BC						C4>C3>C2>>C1
Aspect	AT	NE, E	N	NW, SE	S, SW, W	-	C4>>C3>C2>C1
	BC	SE, E	S	NE, SW	N, NW, W		C4>>C3>C2>C1
Ocean Proximity (km)	AT	> 20	10 - 20	5 - 10	0 - 5	-	C4>C3>>C2>C1
	BC						C4>C3>>C2>C1

Once completed the square matrices, the main eigenvalue λ_{max} was calculated for each matrix. Using these matrices, we were able to obtain a quantitative measure of our value judgments calculating the Consistency Index (CI), which indicate if they are consistent as well as the weights assigned. This method is repeated for all the variables and their criteria. The measure of consistency (CI) was calculated through the following expression:

$$CI = (\lambda_{max} - n) / (n - 1)$$

Where:

CI: Consistency index

λ_{max} : the primary value of the comparison matrix by pairs

n: Number of rows and columns in the matrix

Finally, using the CI values, we were able to provides a consistency ratio (CR), which is obtained through the computation of the consistency index and a random index (RI) tabulated by Saaty (1980) according to the number of criteria under evaluation (CR=CI/RI) To have acceptable consistency of judgments in the pairwise comparison matrix, the resulting value of the quotient must not exceed 0.1 (Saaty 1980). After this process, we obtained the weights which were consistent with the judgments assigned to each criterion. The weight values and the values of RC are shown in Table 2 for Atacama and Baja California.

Table 2. Weight values calculated for Atacama (AT) and Baja California (BC) for each criterion on each variable. CR: consistency ratio. Note that every CR value is less than 0.1.

VARIABLE	AREA	Weight					CR
		C1	C2	C3	C4	C5	
Elevation (m)	AT	0.03	0.07	0.13	0.26	0.5	0.05803571
	BC	0.06	0.09	0.43	0.43	-	0.00740741
Slope (°)	AT	0.07	0.13	0.24	0.55	-	0.01851852
	BC	0.07	0.13	0.24	0.55	-	0.01851852
Aspect	AT	0.1	0.12	0.24	0.55	-	0.01851852
	BC	0.1	0.12	0.24	0.55	-	0.01851852
Ocean Proximity (km)	AT	0.07	0.12	0.3	0.5	-	0.01111111
	BC	0.1	0.12	0.24	0.55	-	0.01111111

Using a geographic information system (QGIS 3.6, <https://www.qgis.org/es/site/>), we calculated the different topographic variables; slope, aspect and ocean proximity from the DEM and applied the weights derived from the multi-criteria decision method, reclassifying the raster values to the weight values. The final fog layer was obtained by the sum of each topographic raster layer, which previously was multiplied by 0.25 (Fog layer = (Elevation*0.25) + (Slope*0.25) + (Aspect*0.25) + (Ocean Proximity*0.25)). This creates a unique fog layer with normalized values from 0-1 where 0 reflects a site with no topographic features promoting fog presence and 1 for sites with the highest chance of facilitating fog presence and deposition. From this fog raster, we extracted the values for each of the sampling plots used in the NDMS analysis.

A1.2 Topographic Wetness Index (TWI)

We created a TWI layer using the Aster DEM using the System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) plugin of QGIS. The parameters used to obtain catchment areas were these of the Rho8 method (Fairfield and Leymarie, 1991), the other parameters were the default values. Slope also was calculated in QGIS. As in A1.1, we extract the values for each sampled plot to use in the NDMS analysis.

Northness /Southness and Eastness indexes

Since aspect is a circular variable critically related to the incidence of solar radiation (Roberts, 1986), we decomposed it by linearizing into two different variables: northness and eastness. Northness was calculated as the cos(aspect) and eastness as the sin(aspect). In southern hemisphere, northness was multiplied by (-1) to create an analogue southness index. Values in northness/southness were closer to 1 if the aspect is closer to north/south facing slopes. They were close to -1 if values were closer to south/north facing slopes. For eastness when values were equal to 1, aspect was facing to the east, and if closer to -1, slope were facing west (Roberts, 1986). All the calculations were performed in QGIS 3.6. As in Appendix A1.1, we extracted the values for each sampled plot for NDMS analysis.

A2: Checklist and abbreviations (Name Code) of species and traits

A2.1 Species

Atacama

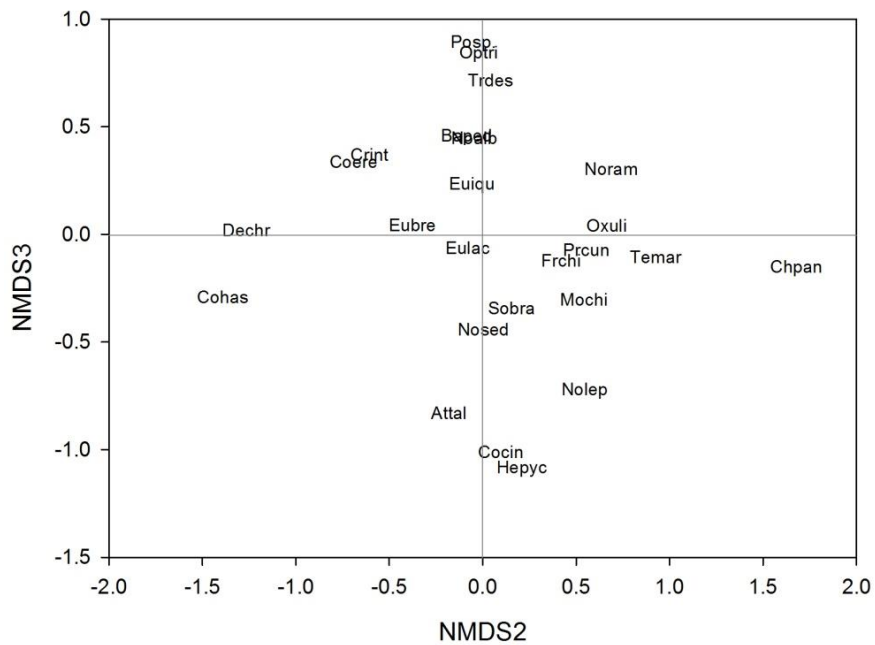
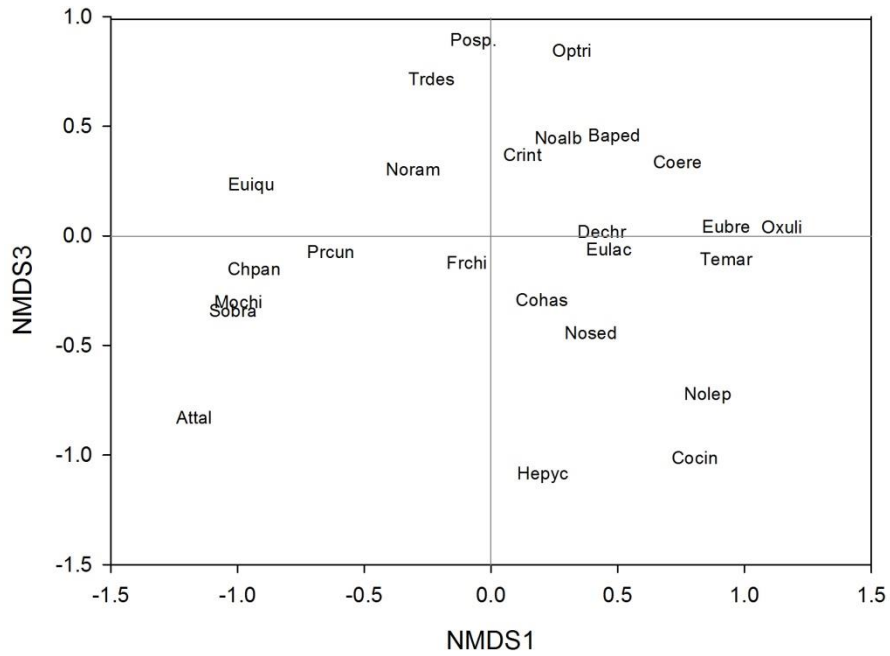
Family	Specie	Name Code
Aizoceae	<i>Tetragonia maritima</i>	Temar
Amaranthaceae	<i>Atriplex taltalensis</i>	Attal
	<i>Chenopodium paniculatum</i>	Chpan
Asteraceae	<i>Ophryosporus triangularis</i>	Optri
	<i>Oxyphyllum ulicinum</i>	Oxuli
	<i>Polyachyrus sp.</i>	Posp.
	<i>Proustia cuneifolia</i>	Prcun
Boraginaceae	<i>Heliotropium pycnophyllum</i>	Hepyc
Bromeliaceae	<i>Deuterocohnia chrysantha</i>	Dechr
	<i>Copiapoa cinerea</i>	Cocin
	<i>Copiapoa eremophila</i>	Coere
	<i>Copiapoa haseltoniana</i>	Cohas
	<i>Eulychnia breviflora</i>	Eubre
	<i>Eulychnia iquiquensis</i>	Euiqu
	<i>Trichocereus deserticola</i>	Trdes
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia lactiflua</i>	Eulac
Frankeniaceae	<i>Frankenia chilensis</i>	Frchi
Geraniaceae	<i>Balbisia peduncularis</i>	Baped
Malvaceae	<i>Cristaria integerrima</i>	Crnt
	<i>Nolana albescens</i>	Noalb
	<i>Nolana leptophylla</i>	Nolep
	<i>Nolana ramosissima</i>	Noram
	<i>Nolana sedifolia</i>	Nosed
Plantaginaceae	<i>Monttea chilensis</i>	Mochi
Solanaceae	<i>Solanum brachyantherum</i>	Sobra

Baja California

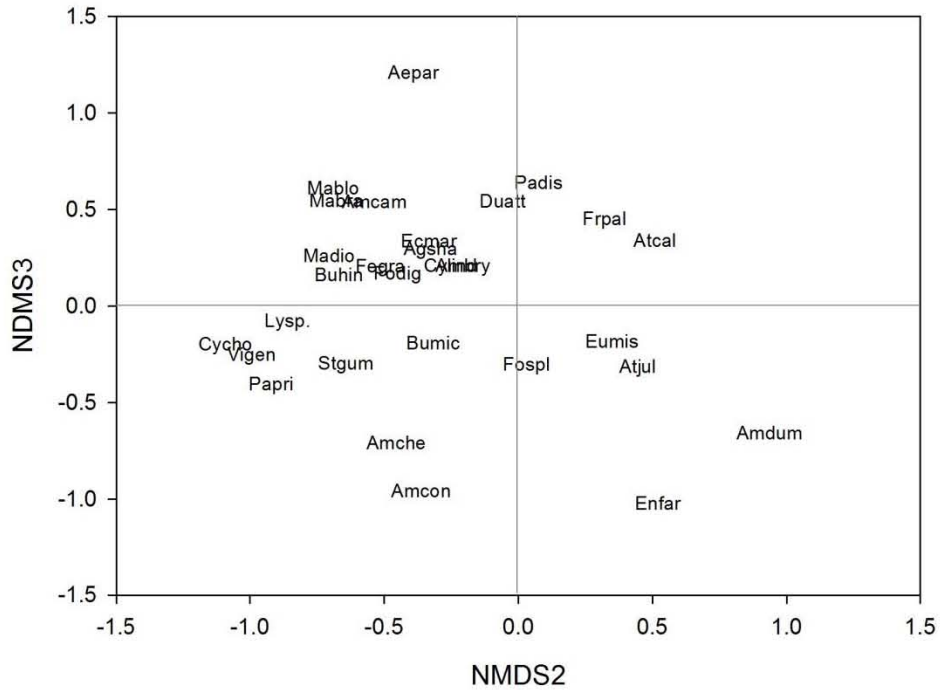
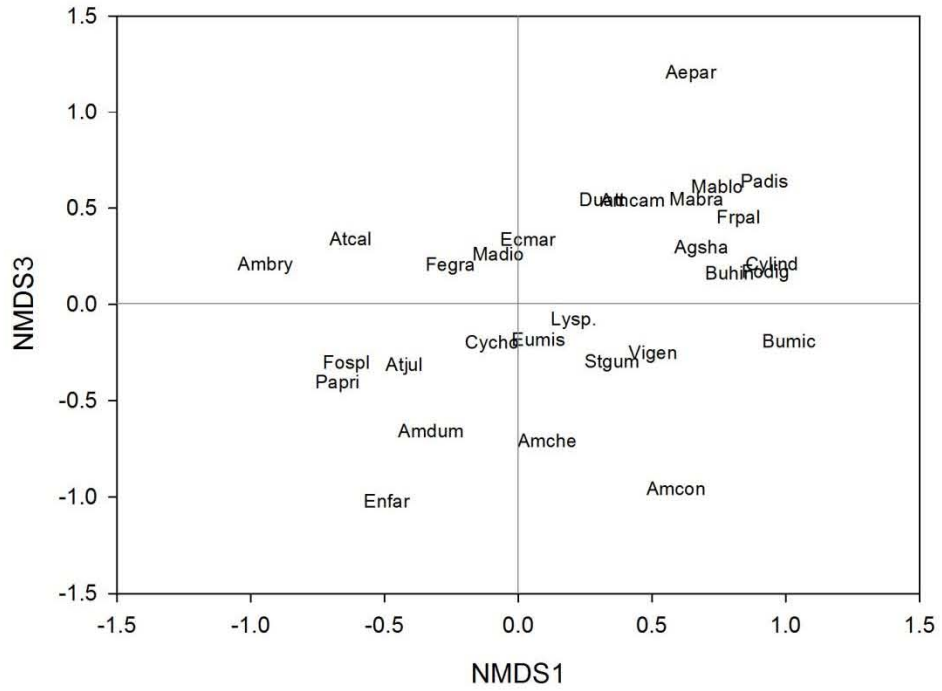
Family	Specie	Name Code
Agavaceae	<i>Agave shawii</i>	Agsha
	<i>Atriplex californica</i>	Atcal
Amaranthaceae	<i>Atriplex julacea</i>	Atjul
	<i>Atriplex sp.</i>	Atsp.
Anacardiaceae	<i>Pachycormus discolor</i>	Padis
	<i>Ambrosia bryantii</i>	Ambry
	<i>Ambrosia camphorata</i>	Amcam
	<i>Ambrosia chenopodiifolia</i>	Amche
Asteraceae	<i>Ambrosia confertiflora</i>	Amcon
	<i>Ambrosia dumosa</i>	Amdum
	<i>Ambrosia sp.</i>	Amsp.
	<i>Encelia farinosa</i>	Enfar
	<i>Encelia sp.</i>	Ensp.
Burseraceae	<i>Bursera hindsiana</i>	Buhin
	<i>Bursera microphylla</i>	Bumic
Cactaceae	<i>Cylindropuntia cholla</i>	Cycho
	<i>Cylindropuntia lindsayi</i>	Cylin
	<i>Echinocereus maritimus</i>	Ecmar
	<i>Ferocactus gracilis</i>	Fegra
	<i>Mammillaria blossfeldiana</i>	Mablo
	<i>Mammillaria brandegeei</i>	Mabra
Cactaceae	<i>Mammillaria dioica</i>	Madio
	<i>Pachycereus pringlei</i>	Papri
	<i>Stenocereus gummosus</i>	Stgum
Crassulaceae	<i>Dudleya attenuata</i>	Dusp.
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia misera</i>	Eumis
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria diguetii</i>	Fodig
	<i>Fouquieria splendens</i>	Fospl
Frankeniaceae	<i>Frankenia palmeri</i>	Frpal
Sapindaceae	<i>Aesculus parryi</i>	Aepar
Solanaceae	<i>Lycium sp.</i>	Lysp.
Zygophyllaceae	<i>Viscainoa geniculata</i>	Vigen

A3: Biplot ordination of species (A3.1) and trait (A3.2) abundance representing axis 2 and 3 of non-metric multidimensional scaling (NMDS)

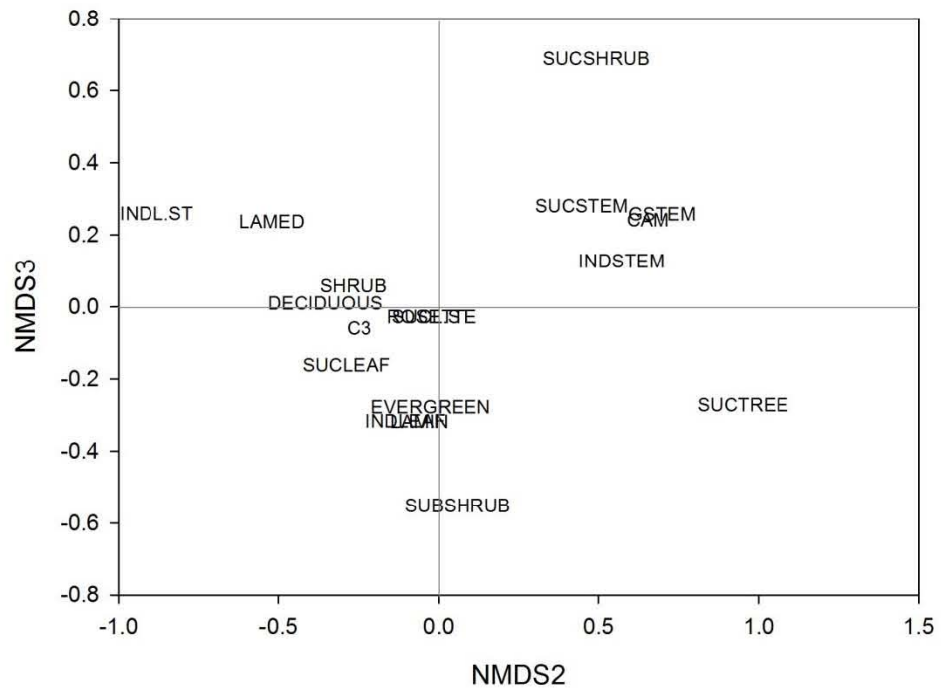
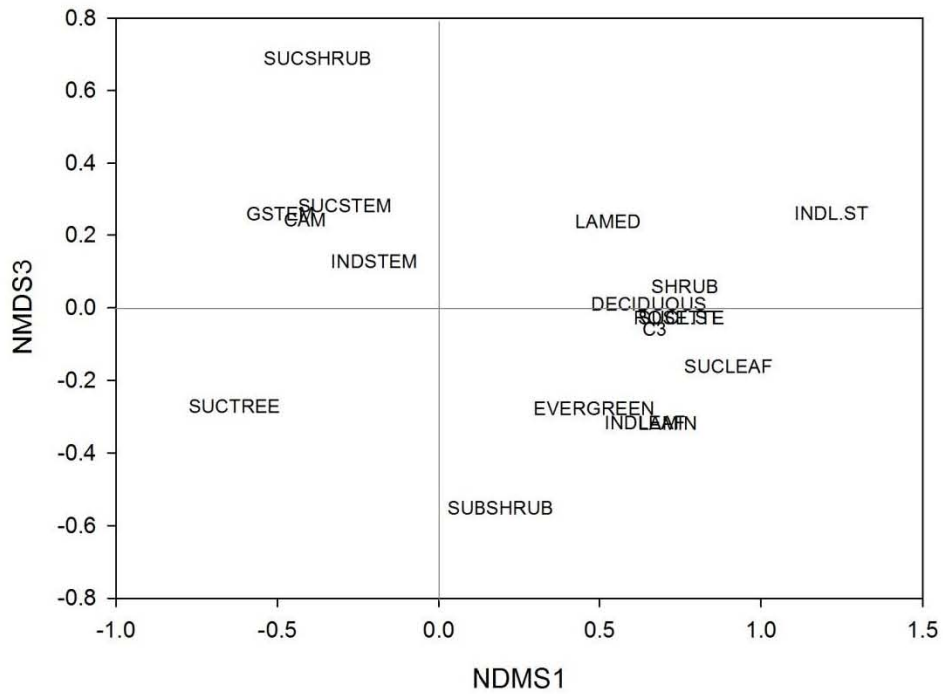
A3.1: Plots of axis 1 vs. 3 and 2 vs. 3 of species in Atacama and Baja California
Atacama



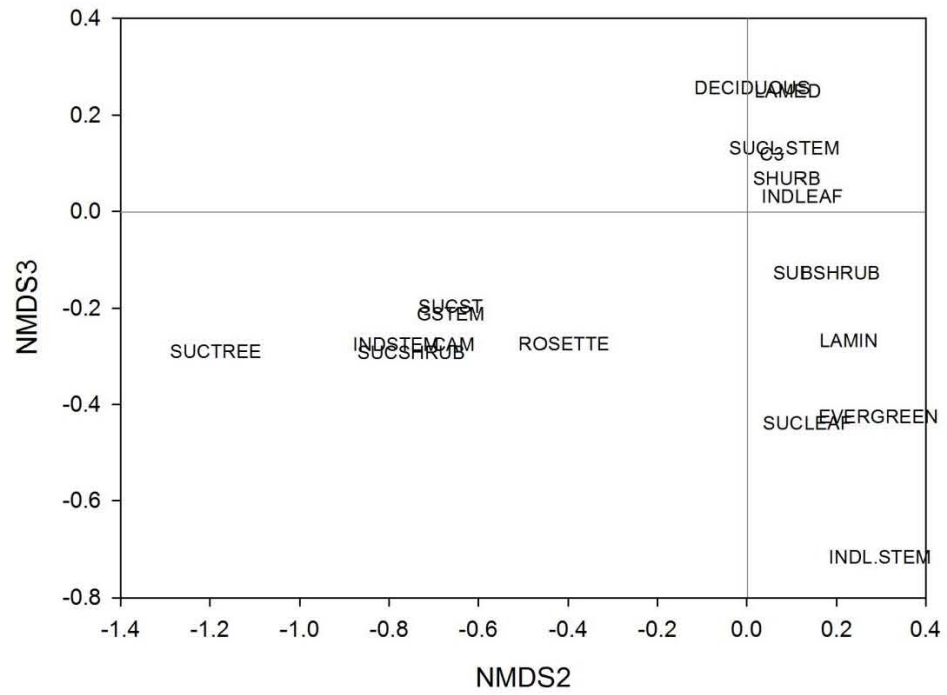
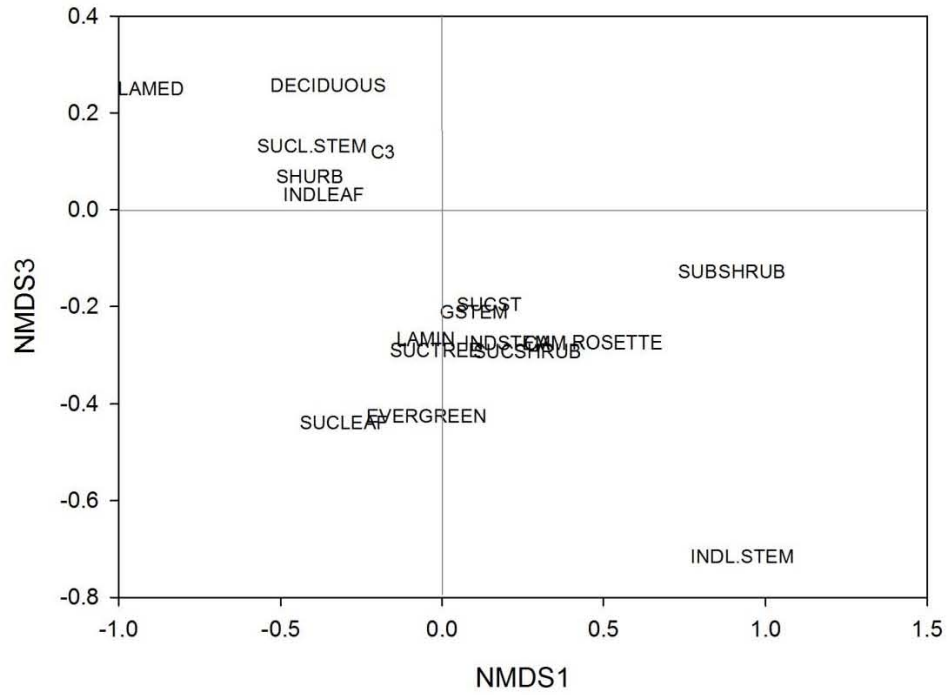
Baja California



A3.2 Plots of axis 1 vs. 3 and 2 vs. 3 of functional traits in Atacama and Baja California
Atacama



Baja California



A4: Linear correlations between trait abundance and environmental variables. Only significant correlations were extracted. Data were log-transformed. The analysis was performed in SPSS (IBM SPSS Statistics for Windows, version 20, IBM Corp., Armonk, NY).

A4.1: Species. Atacama N=63; Baja California N=63. Significance level: * ($\alpha = 0.05$); ** ($\alpha = 0.01$).

Desert	Pearson correlation						
	Species	FOG	EAST	SOUTH/NORTH	SLOPE	ELEV	TWI
Atacama	Attal	-	-.328**	-	-.353**	-	-
	Baped	-	-	-	-	-	.395**
	Cocin	-	-	-.427**	-	-	-
	Coere	-	-	-.334**	-	.453**	-
	Cohas	-	-	-	-	-.375**	-
	Euiqu	.368**	-.334**	-	-	.340**	-
	Noalb	-	-	-	-	.316*	-
	Nolep	-	-	-.383**	-	-.306*	-
	Noram	-	-	.375**	-	-	-
	Sobra	-	-	-	-	-	.364**
	Temar	-	-	-	-	-.389**	-
Baja California	Agsha	-	-	.375**	-	-	-
	Ambry	-	-	-	-	.498**	-
	Atcal	-	-	-.369**	-	-	-.323**
	Bumic	-	.331**	-	-	-	-
	Cycho	-	-	-	-.344**	-	.411**
	Eumis	-.357**	-	-	-	-.448**	-
	Fegra	-	-	-	-	.372**	-
	Lysp.	-	-	.309**	-	-	.440**
	Papri	-	-	-	-	.434**	-
	Padis	-	-	-	.355**	-	-
	Stgum	-	-	-	-.408**	-	.398**
Vigen	-	-	-	-.394**	-	.485**	

A4.2: Traits. Atacama N=63; Baja California N=63. Significance level: * ($\alpha = 0.05$); ** ($\alpha = 0.01$).

Desert	Pearson Correlation						
	Traits	FOG	EAST	SOUTH/NORTH	SLOPE	ELEV	TWI
Atacama	SucTree	.368**	-.334**	-	-	.340**	-
	SucShrub	-	.346**	-	-	-	-
	Subshrub	-	-	-	-.320*	-	.456**
	IndLSt	-	-	-	-	-.405**	-
	IndSt	-	-	-	-	.577**	-
	Evergreen	-	-	.407**	-	.355**	.349**
	CAM	-	-	-	-	.495**	-
	Lamed	-	.309*	-	-	-	-
	SucStem	-	-	-	-	.418**	-
	Gstem	-	-	-	-	.544**	-
Baja California	SucTree	-	-	-	-	.434**	-
	SucShrub	-	-	-	-.328**	-	.357**
	Rosette	-	-	.305**	-	-.331**	-
	IndLSt	-.330**	-	-	-	-	-
	IndSt	-	-	-	-	-	.311**
	Evergreen	-.343**	-	-	-	-.508**	-
	CAM	-	-	-	-	-	.326**
	Lamed	-.351**	-	-	-	-.487**	-
	SucLSt	-.358**	-	-	-	-.572**	-

Literature

Cereceda, P., Larrain, H., Osses, P., Farías, A., Egaña, I., 2008. The spatial and temporal variability of fog and its relation to fog oases in the Atacama Desert, Chile. *Atmospheric Research* 87, 312-323.

Fairfield, J. y P. Leymarie. 1991. Drainage networks from grid digital elevation models. *Water Resources Research* 27, 709-717.

QGIS Development Team (2019). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

Roberts, D., 1986. Ordination on the basis of fuzzy set theory. *Vegetatio* 66, 123-131.

Saaty, T.L. 1980. *Fundamentals of decision making and priority theory with analytical hierarchical process: Vol VI*, RWS Publications, University of Pittsburgh, Pittsburgh USA.

Capítulo IV

Proyección de los efectos del cambio climático global en las comunidades vegetales de los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California

**Projecting climate change effects on plant communities in the coastal fog
Baja California and Atacama deserts**

Proyección de los efectos del cambio climático en las comunidades de vegetales de los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California

Projecting climate change effects on plant communities in the coastal fog Baja California and Atacama deserts

Bárbara Larraín-Barrios y Alberto Búrquez

Palabras clave: modelos de distribución, Maxent, estructura funcional, grupos funcionales, aridez

Resumen

El clima es la principal determinante de la distribución geográfica de las especies. Por esta razón, el cambio climático global (CCG) puede suponer una de las mayores amenazas para la biodiversidad. La cuantificación de los efectos del CCG se ha contemplado principalmente a través del estudio de las especies, sin embargo, la manera en la que estos cambios afectarán a las comunidades y a los ecosistemas es un tema menos explorado, especialmente en sistemas áridos como los desiertos de niebla. En este trabajo, se aborda la modelación de la distribución tanto de especies como de grupos funcionales en los desiertos costeros de niebla de América. En estas comunidades, se ha determinado que los factores macro y microclimáticos son importantes elementos que afectan la composición y estructura comunitaria. Usando el algoritmo Maxent, se proyectaron los patrones actuales y futuros de distribución de las especies más abundantes y de los grupos funcionales más representativos usando escenarios moderado y extremo previstos por el IPCC para el horizonte 2070, para evaluar los posibles cambios en sus áreas de distribución y los efectos en la estructura de la comunidad. Encontramos que, con excepción de las especies de cactáceas, la distribución de los grupos funcionales deciduos y siempreverdes, así como de las especies modeladas, se contraerán ligera a fuertemente como resultado de aumentos en la temperatura y reducción de la precipitación. Una consecuencia probable de esta contracción será la modificación de la estructura y composición comunitaria. Se recomienda ampliar la protección a la par de maximizar los esfuerzos de conservación en estos desiertos.

1. Introducción

En una escala global, el clima es responsable de la distribución geográfica de las especies y de la vegetación que componen (Echeverría-Londoño *et al.*, 2018; Woodward *et al.*, 2004). En este sentido, el clima es un elemento central del concepto de nicho propuesto originalmente por Grinnell (Soberón y Nakamura, 2015). Sin embargo, en una escala espacial local, la composición y abundancia de especies y rasgos en una comunidad también está regulada por otras variables como las topográficas, las características del suelo, o las interacciones entre las especies (Díaz *et al.*, 1998; Keddy, 1992; Larraín-

Barrios *et al.*, 2019). Los cambios en el clima en escala global tienen el potencial de alterar los rangos de distribución actual de muchas especies (Thomas *et al.*, 2004; Urban, 2015), modificando con ello la diversidad y estructura de las comunidades en escalas locales (Boucek and Rehage, 2014). Si bien la pérdida de hábitat por deforestación, la fragmentación, las actividades ganaderas, agrícolas e industriales, los asentamientos humanos, y la contaminación son problemas omnipresentes, el cambio climático global representa la mayor amenaza para la biodiversidad (Mantyka-Pringle *et al.*, 2012) y el actuar sinérgico de todos estos factores apunta hacia un futuro con cambios cuyas consecuencias pueden ser catastróficas (Ceballos *et al.*, 2017; Díaz *et al.*, 2019).

En años recientes se han documentado cambios latitudinales y altitudinales en diferentes especies con respecto a su distribución conocida (Chen *et al.*, 2011; Kelly and Goulden, 2008; Lenoir *et al.*, 2008; Munson *et al.*, 2012), así como también procesos de extinción debidos al cambio climático (IPCC, 2014; Sinervo *et al.*, 2010; Urban, 2015). En este sentido, la mayor parte de la información disponible acerca de los efectos del cambio climático se encuentra en el nivel de especies, o bien, si ésta cambia en la jerarquía biológica, las especies continúan siendo la unidad de análisis básica (Ferrier and Guisan, 2006). Esta atención hacia las especies ha aportado sin duda en el conocimiento acerca de los alcances del cambio climático global, pero al mismo tiempo requiere de un nivel mucho más fino de datos –muchas veces inexistentes, especialmente en el nivel requerido para los enfoques mecanicistas- y por otro lado reduce la posibilidad de obtener información para comprender los efectos que puede tener el cambio climático en niveles más altos de la organización biológica, como comunidades o ecosistemas. En este sentido, recientemente, ha retomado fuerza el interés y la utilidad de comprender los cambios en la estructura y diversidad funcional de la comunidad (McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2014).

Al considerar a la diversidad funcional como un complemento al análisis de especies, el nivel predictivo relacionado con la dinámica de la comunidad o del ecosistema puede ser significativamente mayor que el estudio de las especies como única unidad de análisis (Ferrier and Guisan, 2006; Violle *et al.*, 2014). Este enfoque tiene la ventaja de agrupar especies según su comportamiento ecológico o fisiológico, como por ejemplo los grupos funcionales, por lo que se reducen las dimensiones del análisis y así, el tiempo requerido para realizar análisis rápidos y robustos. Este tipo de análisis es de alto valor considerando

que la velocidad de cambio en la distribución espacial de muchas especies ha superado hasta tres veces lo proyectado (Chen *et al.*, 2011).

Agrupar a las especies por sus atributos funcionales o estrategias adaptativas para persistir en ambientes y condiciones específicas (Cornelissen *et al.*, 2003; Pla *et al.*, 2012; Westoby and Wright, 2006) o en grupos que tienen efectos similares en los procesos de los ecosistemas como en el ciclaje de nutrientes o la productividad primaria (Diaz and Cabido, 1997) reduce la complejidad en el análisis de la comunidad. En plantas, éstos grupos, los grupos funcionales (GF), han sido explorados en diferentes ecosistemas -pastizales, bosques y matorrales- y bajo diferentes climas (Buonopane *et al.*, 2005; Diaz and Cabido, 1997; Powers and Tiffin, 2015), pero han sido menos estudiados en ambientes desérticos donde el filtrado ambiental, mecanismo por el cual un conjunto de variables del abióticas determinan la presencia de especies y su persistencia en la comunidad a través de los rasgos funcionales, debido a factores macroclimáticos, se cree que es especialmente marcado (Berdugo *et al.*, 2018; Buonopane *et al.*, 2005; Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017; Noy-Meir, 1973). Se ha documentado experimentalmente que al reducir la disponibilidad hídrica en ambientes ya áridos se modifica la abundancia y distribución de GF, afectando la estructura y diversidad funcional de la comunidad, con consecuencias en los procesos ecosistémicos que sostienen esos grupos como cambios en la biomasa o la diversidad de la comunidad (Buonopane *et al.*, 2005; Fry *et al.*, 2013; McLaren and Turkington, 2010). Bajo una intensificación de la aridez, particularmente en aquellos desiertos extremadamente áridos, se espera que se modifiquen tanto la distribución y abundancia de las especies como la de los GF.

En este estudio, se evalúa el cambio potencial en la distribución de algunas especies y GF derivada de la comparación de la distribución actual con las proyectadas bajo los escenarios de cambio climático moderado (Trayectoria de Concentración Representativa, TCR 6.0) y extremo (TCR 8.5) previstos por el IPCC para el horizonte 2070. El área de estudio corresponde a las secciones con influencia de niebla de los desiertos costeros de América considerados equivalentes (Evenari, 1985): el desierto costero de niebla de Atacama y una porción del Desierto Sonorense en la costa del Pacífico de Baja California. Dada su ubicación geográfica estos desiertos presentan climas y una estructura y composición funcional similar en sus comunidades vegetales (Evenari *et al.*, 1985; Gibson,

1996; Larraín-Barrios *et al.*, 2018; Larraín-Barrios *et al.*, 2019), brindando la oportunidad de explorar los efectos del clima sobre un conjunto similar de rasgos funcionales, pero con historias biogeográficas y evolutivas diferentes (Larraín-Barrios *et al.*, 2018). Estas comunidades se encuentran espacialmente restringidas, por lo que son muy frágiles ante cambios en el ambiente. Usamos los grupos funcionales propuestos por Larraín -Barrios *et al.* (2018), obtenidos de conjuntos de especies con rasgos similares en los desiertos costeros de niebla de América y que representan diferentes estrategias para persistir en condiciones de aridez. También exploramos la distribución espacial de algunas de las especies más abundantes en las comunidades vegetales de éstos dos desiertos que representan a los GF bajo análisis. Este enfoque sigue la propuesta de Ferrier y Guisan (2006) de modelado espacial en nivel comunitario.

2. Materiales y métodos

2.1. Caracterización ambiental

Para tener una caracterización general de las principales variables climáticas se obtuvieron datos meteorológicos desde dos estaciones representativas de las áreas de estudio. Para ambas áreas, los datos se descargaron desde sitios oficiales de gobierno (<http://www.meteochile.gob.cl>; <http://www.smn.cna.gob.mx>). Las series contienen datos entre 1927-2012 en las estaciones de Atacama y 1950- 2010 en las estaciones de Baja California. Las series fueron analizadas con el software SPSS (IBM SPSS Statistics for Windows, versión 20, IBM Corp., Armonk, NY) para obtener los resúmenes climáticos y la estadística descriptiva. Por otro lado, no existen mediciones sistemáticas y estándar de niebla en ambos desiertos. Sin embargo, de acuerdo con Cereceda *et al.* (2008) en Atacama la niebla tiene un régimen estacional, siendo más frecuente e intensa durante los meses de invierno y primavera, pero está presente a lo largo de todo el año. En Baja California en cambio, la niebla no es permanente a lo largo del año y se presenta con mayor intensidad y frecuencia durante los meses de verano (Rebman y Roberts, 2012; Shreve y Wiggings, 1964; Spjut, 1996).

2.2. Distribución potencial de grupos, rasgos funcionales y especies.

2.2.1. Obtención de los registros

Durante los años 2012 y 2014 se establecieron parcelas de 100 m² en donde se registraron todas las especies perennes, así como la cobertura de cada individuo en la

parcela. Del total de especies registradas en las parcelas, se seleccionaron las más abundantes, por ser éstas quienes que dan forma a la estructura de cada comunidad. De acuerdo con el diseño de muestreo, los sitios de se ubicaron intentando abarcar el gradiente de elevación entre 50 y 650 m s. n. m., en todas las exposiciones y en diferentes pendientes. Los sitios son representativos de las secciones de desierto costero de niebla tanto en el desierto de Atacama como en el Desierto Sonorense en Baja California (Schulz *et al.*, 2011a; Shreve and Wiggins, 1964). El ejercicio de modelado se ejecutó escogiendo de este conjunto la especie de mayor abundancia en cada desierto que represente a su vez los principales grupos funcionales de acuerdo con Larraín-Barrios *et al.* (2018). La base de datos para cada desierto se construyó con los datos provenientes de las parcelas de campo descritas arriba, además de registros de herbario provenientes de la base de datos Calflora (BCMEX, CAS, UC, entre otros) y del Herbario de Referencia Agronómica de la Universidad de Chile (AGUCH). Los registros de herbario fueron depurados cotejando las coordenadas con literatura especializada y eliminando aquellos registros dudosos.

Los grupos funcionales utilizados son los propuestos por Larraín-Barrios *et al.* (2018): Siempreverde, Deciduo y Suculentas-CAM (ver lista de especies y su clasificación en Larraín-Barrios *et al.*, 2018). La base de datos de los grupos funcionales se construyó asignando a cada uno de los registros de individuos de las 25 y 32 especies del conjunto de abundantes en Atacama y Baja California, respectivamente, las coordenadas geográficas registradas en campo y las obtenidas desde las bases de datos, asignándolas a su respectivo grupo funcional de acuerdo con Larraín-Barrios *et al.* (2018).

2.2.2. Variables ambientales

Para elaborar los modelos de distribución espacial, se usaron dos conjuntos de variables: las variables topográficas y las variables bioclimáticas. En el primer conjunto se consideraron aquellas variables topográficas relacionadas con la abundancia de especies y grupos funcionales tanto en Atacama como en Baja California propuestas por Larraín-Barrios *et al.* (2019) (Capítulo III). Éstas se encuentran directamente relacionadas con la disponibilidad hídrica en los sitios de estudio y son particulares para Atacama y para Baja California tanto en las especies como en los rasgos funcionales (Larraín-Barrios *et al.*, 2019). Se calcularon seis diferentes capas de información; pendiente, la exposición que fue transformada por ser una variable circular a través de dos índices: *northness* y *southness*

para Baja California y Atacama, respectivamente, y *eastness* (que indica el este en ambos desiertos). Además, se calculó el Índice topográfico de humedad ó TWI por sus siglas en inglés, que representa una medida relativa de la humedad disponible en el suelo en relación con el agua de escorrentía y la pendiente (Kopecký y Čížková, 2010) y un índice topográfico de niebla elaborado para detectar la probabilidad de que se presente la niebla de acuerdo a las características topográficas del terreno. Todas estas capas se elaboraron usando como base el modelo digital de elevación (DEM) de ASTER (<http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp>) con resolución de 30 m. Para detalles en la construcción de estas capas ver Apéndices en Capítulo III (Larraín-Barrios *et al.*, 2019). El procesamiento de las imágenes y mapeo de datos fue realizado con QGIS 3.4.5 (QGIS Development Team, 2018).

En el segundo conjunto se consideraron las variables bioclimáticas obtenidas desde Worldclim (<http://www.worldclim.org>). Estas variables describen el clima actual (1950 - 2000) y tienen una resolución aproximada de 30 segundos de arco (Hijmans *et al.*, 2005) equivalentes a 850 m en las áreas de estudio, cuyos valores por celda provienen de algoritmos elaborados para la interpolación espacial de los datos de las estaciones meteorológicas. Se seleccionó esta fuente de información debido a la necesidad de comparar los desiertos con variables climáticas construidas bajo un mismo método (Hijmans *et al.*, 2005). Dado que la resolución de las capas bioclimáticas no era apropiada para la escala en la que se estructuran las comunidades de estudio, se recalculó el tamaño de celda mediante un proceso de remuestreo con interpolación Bilinear en QGIS usando la resolución del DEM Aster (30 m). El método es apropiado ya que únicamente se reduce el tamaño de la celda usando la información climática del vecino más cercano. Con este procedimiento, todas las capas de información para usar en los análisis, topográficas o bioclimáticas, tienen la misma resolución.

2.2.3. Modelado de especies y grupos funcionales

Para modelar la distribución potencial de las especies y GF se utilizó el enfoque de modelado espacial para comunidades propuesto por Ferrier y Guisan (2006). Para el modelado se usó el software Maxent.v. 3.3.3 (Phillips *et al.*, 2006). Maxent predice la idoneidad del hábitat de un organismo según las características ambientales donde éste se ha registrado considerando únicamente datos de presencia (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.*,

2006). Esta técnica se ha usado tradicionalmente para caracterizar el nicho ecológico al nivel específico (Davila *et al.*, 2013; Martínez-Meyer and Peterson, 2006; Soberón *et al.*, 2017; Ureta *et al.*, 2012), pero recientemente su uso se está ampliando a aspectos como el modelado de la distribución espacial, no sólo del nicho, y también usando otras unidades como rasgos y grupos funcionales u otros niveles taxonómicos (Pau *et al.*, 2013; Zhang, 2013).

Previo a la obtención de los modelos de distribución final, se seleccionaron a las variables bioclimáticas que tienen mayor influencia en las distribuciones actuales de las especies y los grupos funcionales. Para ello se proyectó la distribución actual para cada unidad ecológica de análisis (especies y grupos funcionales) usando las 19 variables bioclimáticas. Para obtener los modelos preliminares se usaron los siguientes parámetros: (1) tanto para las especies como para los grupos se consideró un máximo de 500 iteraciones, (2) se consideró un umbral de 0.5 y un umbral de convergencia 10^{-5} (Pearson *et al.*, 2007), (3) se usó el 75% de los registros de presencia para el entrenamiento y el 25% restante para la validación del modelo. Para tener una mejor calibración de los modelos de distribución de especies y grupos se utilizó un área más extensa que los lugares en donde se realizaron los muestreos (extensión para modelado en Atacama; 71.00°W, 27.00°S, 69.00°W, 22.99°S y en Baja California 116.00°W, 28.00°N, 112.99°W, 30.03N).

Para la selección de las variables bioclimáticas se utilizaron los siguientes criterios: (1) se seleccionaron aquellas variables que contribuyeran con al menos un 1% de información predictiva al modelo, (2) se seleccionaron también aquellas variables que con la prueba *Jackknife* presentaran; (a) valores de *gain* >1 en los datos de entrenamiento y prueba y (b) valores de *gain* >1 en los datos de prueba. Todas estas pruebas están incluidas en el programa Maxent. La prueba *Jackknife* de Maxent consiste en la creación de tres tipos de modelos en donde se incluyen todas las variables excepto una, sólo una variable y luego todas a la vez, para asignar valores de acuerdo con el aporte de cada variable al modelo general. Con este subconjunto de variables bioclimáticas seleccionadas más las variables topográficas del artículo de Larraín-Barrios *et al.* (2019), se modeló la distribución espacial actual y futura de especies y grupos usando los parámetros descritos arriba.

Para evaluar estadísticamente el rendimiento de los modelos finales se utilizaron las curvas ROC (Receiver Operating Characteristic) y sus valores del área bajo la curva (AUC)

implementados en Maxent, que son un indicador de la bondad de ajuste del modelo con respecto al error de omisión en la predicción. Un valor de AUC cercano a 1 indica que el ajuste es muy bueno y cercano a 0.5 que el modelo no es mejor que uno generado al azar. Se consideraron estadísticamente apropiados aquellos modelos donde el $AUC > 0.75$ (Pawar *et al.*, 2007). Se usó la salida logística disponible en el programa.

Para calcular las áreas adecuadas en las especies, usamos los umbrales de corte del 10 percentil (*10 percentile training presence*) y sensibilidad máxima de entrenamiento más especificidad (*Maximum training sensitivity plus specificity*) incorporados en Maxent, escogiendo entre ellos el del valor más alto para evitar la sobre predicción de las áreas de presencia y retener sólo las áreas habitables de mayor certeza. En el caso de los grupos funcionales usamos un umbral de corte arbitrario de 0.3 que fue más estricto que los umbrales del décimo percentil y que aquellos obtenidos con la sensibilidad máxima de entrenamiento más especificidad, con el objetivo de evitar una sobre predicción de las áreas adecuadas, descartando así aquellas áreas en donde la probabilidad de presencia del grupo es baja. Las distribuciones potenciales en formato ráster se transformaron en mapas binarios para obtener las áreas adecuadas de cada especie y GF. Para calcular las áreas de hábitat adecuado se consideró la sección representativa de los desiertos de niebla con un largo de 230 km en la zona costera y un ancho promedio de 30 km (extensión 70.84°W, 25.63°S, 70.21°W, 23.37°S en Atacama y 115.66°W, 27.99°N, 113.44°W, 29.99°N en Baja California).

2.2.4. Proyección de la distribución potencial bajo cambio climático

Se exploraron las proyecciones del espacio geográfico-ambiental de la distribución potencial de las especies y grupos funcionales usando las variables bioclimáticas usadas en la modelación de la distribución actual, pero en el período de tiempo 2061-2080 (2070), considerando el modelo de circulación global (GCM) HadGEM2-ES (Jones *et al.*, 2011) con dos escenarios de forzamiento radiativo; uno de aumento de la concentración de gases de efecto invernadero pero con estabilización del forzamiento hacia el 2100 y otro de gran aumento en la concentración de los gases de efecto invernadero (trayectorias de concentración representativas o RCP por sus siglas en inglés, 6.0 y 8.5, respectivamente) de acuerdo con el CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project 5). Las variables bioclimáticas que representan estas condiciones también se obtuvieron desde Worldclim.

Además, se usaron las variables topográficas usadas en la modelación de las distribuciones actuales, pues permiten definir mejor las áreas de hábitat adecuado (Austin y Van Niel *et al.*, 2011). El modelo de nieblas no contiene predicciones al futuro, por lo que son las variables bioclimáticas de temperatura y precipitación las que contienen los pronósticos de las nuevas condiciones ambientales. Para elaborar las proyecciones de cada especie y GF se usaron las mismas variables ambientales y parámetros descritos arriba para la distribución actual.

Para establecer las comparaciones entre la distribución actual de las unidades ecológicas y las proyectadas al futuro, se hizo la sustracción entre la proyección al futuro y la proyección actual para obtener el número de celdas ganadas o perdidas. Si se pierde más de un 10%, se consideró un efecto negativo, por el contrario, si se gana más de un 10% de las celdas en el escenario futuro, se consideró un efecto positivo, mientras que si se mantiene bajo el 10% ya sea de ganancia o pérdida, se consideró un efecto neutro. Clasificaciones similares de los efectos del CCG se han establecido en otros trabajos (Ureta *et al.*, 2012).

3. Resultados

3.1. Caracterización ambiental

De acuerdo con los datos meteorológicos, ambos desiertos presentan estacionalidad similar tanto en temperatura como en la precipitación (Tabla 1; MS 1). Con respecto a la temperatura: 1) ambos desiertos tienen veranos cálidos y secos, 2) la temperatura promedio anual en Baja California es más alta que en Atacama, 3) la temperatura mínima promedio anual es más alta en Atacama, mientras que la temperatura máxima promedio anual es mayor en Baja California. En cuanto a la precipitación: 1) ambos desiertos tienen inviernos fríos y lluviosos, 2) la precipitación anual promedio es casi nula en ambas estaciones de Atacama y aproximadamente de 150 mm anuales en Baja California, 3) pueden existir años sin precipitación en ambos desiertos, pero son más frecuentes en Atacama.

3.2. Distribución actual y proyecciones futuras

3.2.1. Especies

Las especies más abundantes por cada GF fueron: *Eulychnia iquiquensis* (K. Schum.) Britton & Rose y *Stenocereus gummosus* (Engelm.) A.C. Gibson & K.E. Horak en el GF de las CAM-suculentas, *Euphorbia lactiflua* Phil. y *Euphorbia misera* Benth en el grupo

funcional de las especies deciduas y *Nolana ramosissima* I.M. Johnst. y *Atriplex julacea* S. Watson en el grupo de las especies siempreverde, en Atacama y Baja California, respectivamente.

En todos los casos, la validación de los modelos para todas las especies mostró un buen desempeño ($AUC > 0.85$), tanto para entrenamiento como en prueba (ver MS 2).

En Atacama las variables con mayor contribución para los modelos de distribución de las especies fueron la isothermalidad, seguida de la niebla. Después de éstas, otras variables bioclimáticas contribuyeron de forma importante, la mayor parte relacionadas con la precipitación (ver MS 3b). En Baja California, las variables con mayor contribución fueron la elevación, la precipitación del trimestre más cálido y la estacionalidad de la precipitación, entre otras relacionadas principalmente con la temperatura (véase MS 3b).

En Atacama *E. lactiflua*, muestra un efecto negativo en la distribución futura respecto a la actual, al igual que *N. ramosissima*, mientras que en Baja California, *A. julacea* y *E. misera* también muestran efectos negativos pero se observan mucho más intensos que para las especies de Atacama (Tabla 2, Figura 1). Por el contrario, *S. gummosus* muestra una ampliación en su área proyectada de distribución al igual que *E. iquiquensis* en Atacama (ver Tabla 2, Figura 1). Si bien estas dos especies de cactáceas, no aumentan su distribución en la misma proporción, ambas muestran una tendencia positiva. El efecto del CCG en Baja California, parece mucho más dramático tanto en la contracción como en la ampliación de la distribución de especies, comparado con los efectos menos marcados que tendría el CCG en Atacama.

3.2.2. Grupos funcionales

De manera análoga a lo encontrado con el análisis de las especies, los modelos de los grupos funcionales presentan valores de AUC elevados (>0.875 en los tres grupos para ambos desiertos), por lo que se consideran estadísticamente robustos (véase MS 2).

A diferencia de lo hallado en las especies, en los grupos funcionales de suculentas-CAM, deciduas y siempreverde en Atacama, la variable de mayor contribución en los modelos fue la elevación, seguida de la bioclimática de isothermalidad. Las variables de mayor importancia que les siguieron, están relacionadas con la precipitación. En Baja California en cambio, las variables bioclimáticas de precipitación del trimestre más cálido y la estacionalidad de la precipitación fueron las de mayor contribución a los modelos de

cada grupo, las siguientes en importancia están relacionadas principalmente con la temperatura. Al proyectar la distribución al año 2070, la mayoría de las variables detectadas como importantes continúan contribuyendo fuertemente en los modelos.

Con respecto a las áreas de distribución, Atacama presenta efectos ligeramente negativos y neutros en las proyecciones al año 2070, indicando que en este desierto los grupos funcionales mantendrían sus áreas o éstas podrían reducirse levemente (Tabla 2 y Figura 2). En contraste, en Baja California se observó un efecto negativo importante en todos los grupos funcionales y rutas de forzamiento, que van entre el 15% hasta un 43% de pérdida con respecto a las áreas actuales (Tabla 2). Las áreas adecuadas tienen un fuerte componente de reducción desde el este al oeste en las suculentas-CAM, mientras que en las deciduas y siempreverde, la más fuerte contracción se presenta en la continuidad latitudinal de la distribución. Estos cambios, al igual que en las especies, fueron mucho más dramáticos en Baja California que los observados en Atacama.

TABLAS

Tabla 1: Temperaturas y precipitación promedio anual para las cuatro estaciones meteorológicas en las áreas de estudio. TMA= temperatura promedio anual, TMAMa= temperatura máxima promedio anual, TMAMi= temperatura mínima promedio anual, PMA= precipitación promedio anual. N= años. Los valores corresponden a los valores medios con su Desviación Estándar (\pm DS).

AREA	ESTACIÓN	N	TMA	TMAMa	TMAMi	PMA
Atacama	Cerro Moreno	35	16.63 +/-0.54	20.01 +/-0.6	14.34 +/-0.5	2.51 +/-3.46
	Taltal	14	17.78 +/-0.66	22.24 +/-0.81	14.74 +/-0.61	30.69 +/-21.11
Baja California	El Rosario	48	18.37 +/-1.98	25.02 +/-2.73	11.73 +/-2.28	168.6 +/-136.57
	Santa Rosaliita	31	18.32 +/-2.63	24.54 +/-4.53	12.11 +/-1.73	127.22 +/-147.56

Tabla 2. Superficie calculada como área adecuada para la presencia de las especies y grupos funcionales en los desiertos de Atacama y Sonorense peninsular de Baja California en las áreas de interés correspondientes a la sección con influencia de nieblas, dentro de los polígonos de estudio de extensión 25.63°S, 70.84°W; 23.37°S, 70.21°W, en Atacama y 27.99°N, 115.66°W; 29.99°N, 113.44°W en Baja California. RCP (Representative Concentration Pathway) en escenarios 6.0 y 8.5. Se incluyen los porcentajes que definen los efectos de ganancia (+) y pérdida (-). Los valores en *negrita cursiva* representan lo que se consideró un efecto neutro determinado por <10% de diferencia entre la distribución proyectada al horizonte 2070 y la distribución actual.

Área	Entidad Ecológica	ACTUAL (há)	RCP 6.0 (há)	RCP 8.5 (há)	Ganancia / Pérdida 6.0 (%)	Ganancia / Pérdida 8.5 (%)	Ganancia / Pérdida promedio
Atacama	<i>E. iquiquensis</i>	44107.70	46220.70	50591.15	+4.79	+14.70	+9.74
	<i>E. lactiflua</i>	63567.48	55454.45	56495.61	-12.76	-11.12	-11.94
	<i>N. ramossisima</i>	45825.09	44709.29	49161.94	-2.43	+7.28	+2.42
	GF Suculento	89329.87	83533.81	-5796.06	-6.49	-2.20	-4.34
	GF Deciduo	118319.85	102833.59	-15486.26	-13.09	-5.69	-9.39
	GF Siempreverde	84603.46	76922.00	-7681.46	-9.08	-4.69	-6.88
Baja California	<i>A. julacea</i>	166001.94	100732.63	91703.02	-39.32	-44.76	-42.04
	<i>E. misera</i>	187161.44	138562.76	83843.89	-25.97	-55.20	-40.58
	<i>S. gummosus</i>	178207.78	199174.05	236620.71	+11.77	+32.78	22.27
	GF Suculento	139946.08	110337.29	106896.34	-21.16	-23.62	-22.39
	GF Deciduo	237062.21	200975.49	175931.08	-15.22	-25.79	-20.50
	GF Siempreverde	120889.21	79216.99	68630.78	-34.47	-43.23	-38.85

FIGURAS

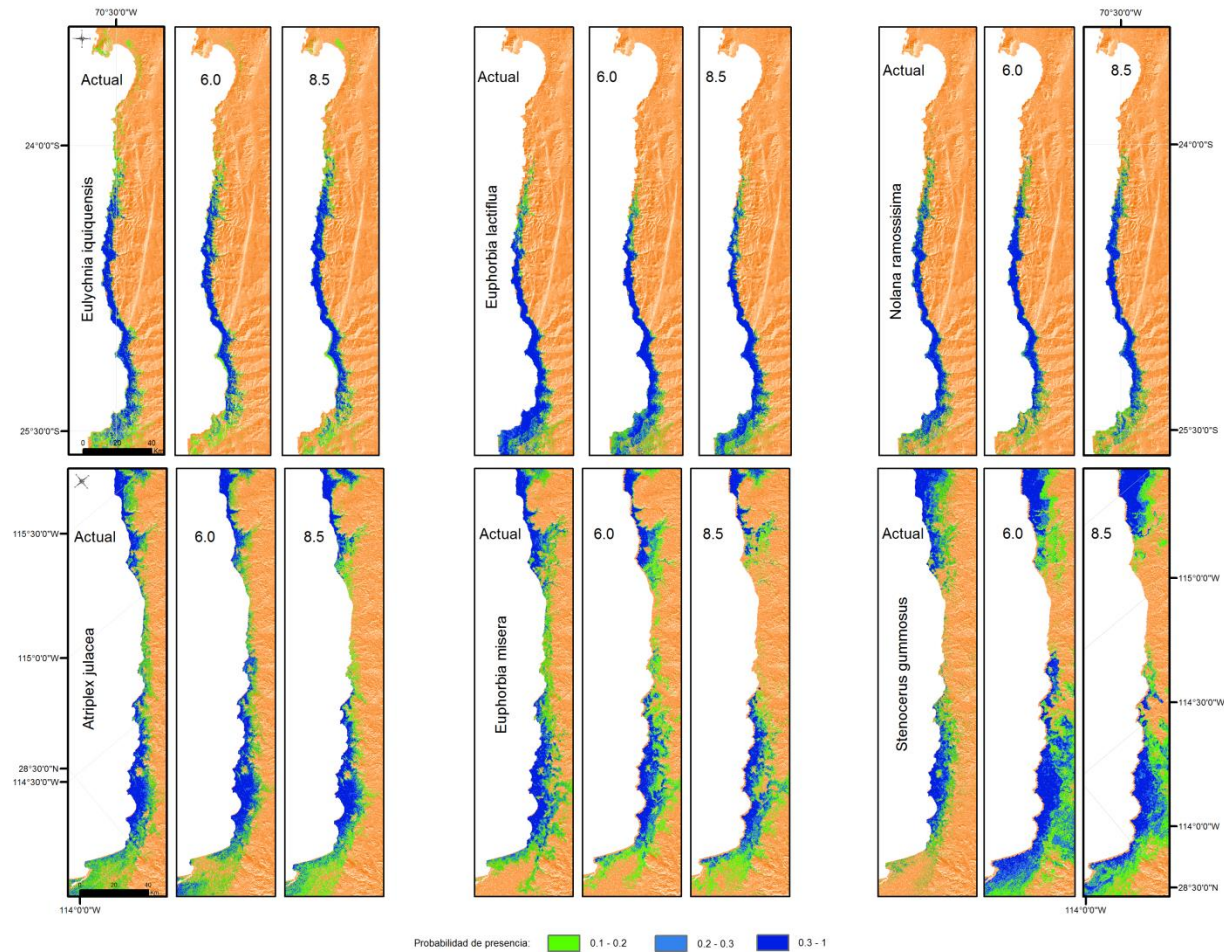


Figura 1: Mapas de probabilidad de la distribución actual y al horizonte 2070 en los escenarios de RCP 6.0 (escenario con estabilización) y 8.5 (peor escenario) para las especies de los desiertos costeros de niebla de Atacama (sección superior) y de Baja California (sección inferior). Nótese que Baja California está rotada en 310°. Las celdas en azul oscuro representan el valor de corte para los cálculos de áreas adecuadas en las secciones de estudio.

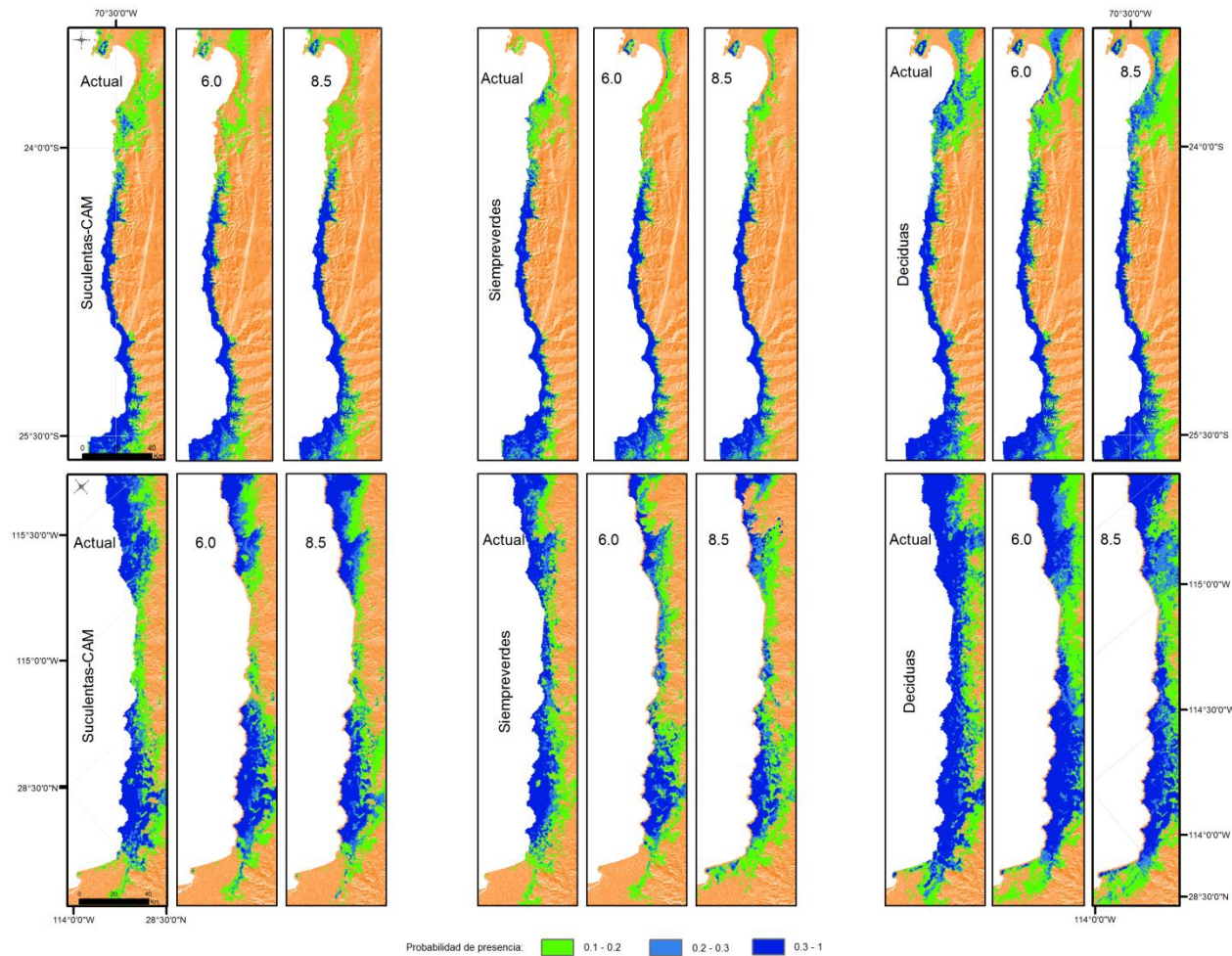


Figura 2: Mapas de probabilidad de la distribución actual y al horizonte 2070 en los escenarios de RCP 6.0 (escenario con estabilización) y 8.5 (peor escenario) para los grupos funcionales de los desiertos costeros de niebla de Atacama (sección superior) y de Baja California (sección inferior). Nótese que Baja California está rotada en 310°. Las celdas en azul oscuro representan el valor de corte para los cálculos de áreas adecuadas en las secciones de estudio.

4. Discusión

Los biomas terrestres están primariamente estructurados por la temperatura y la precipitación (Woodward et al., 2004). A estas dos variables clave se añaden otras del medio abiótico, principalmente en la escala local, como la topografía. La distribución espacial y temporal de estas variables produce combinaciones específicas de rasgos que organizan los patrones de diversidad de las comunidades. El cambio climático altera los gradientes ambientales formados por las variables abióticas y afecta entonces la distribución y con ello la composición y estructura de las comunidades. En los desiertos costeros de niebla estudiados aquí, la proyección de las distribuciones de especies y grupos funcionales mostró que, con excepción de las especies de cactáceas, hay una tendencia hacia la contracción de las áreas de distribución actuales, tanto para un escenario climático moderado como para uno de alto gasto energético sin políticas de mitigación. El cambio es especialmente marcado en Baja California, mientras que en Atacama, los valores de cambio son más bajos y en algunos casos neutros.

4.1. Especies

En general, todas las distribuciones actuales modeladas coinciden con la distribución conocida en la literatura (Dillon *et al.*, 2009; Larridon *et al.*, 2018; Rebman and Roberts, 2012; Turner *et al.*, 1995). Estas distribuciones estuvieron asociadas a diferentes variables ambientales: niebla y variables relacionadas principalmente con la temperatura en Atacama, y elevación y variables relacionadas mayormente con la precipitación en Baja California. Sin embargo, una porción importante de las unidades ecológicas analizadas en los dos desiertos tiene asociada a su distribución a la precipitación del trimestre más cálido, aunque sin ser ésta la variable de mayor contribución. Para ambos desiertos se pronostica una reducción de la precipitación anual, tanto de los meses fríos como de los cálidos. De acuerdo con los registros meteorológicos de ambos desiertos, la precipitación veraniega es irrelevante en términos climáticos, y estos desiertos se definen por presentar precipitación invernal. Sin embargo, en Atacama, las precipitaciones veraniegas de carácter episódico (o las del trimestre más cálido) son parte de la variabilidad del régimen del desierto (Houston, 2006), al igual que en Baja California (Bullock, 2003). Si bien estas entradas de agua al sistema no son frecuentes, parecen ser cruciales para la persistencia en el tiempo de las poblaciones a través de los procesos de reclutamiento de especies, especialmente en cactáceas (Drezner, 2004), por lo que una reducción tendría un impacto negativo sobre la

distribución de las especies, especialmente en Baja California donde la precipitación del verano parece ser más importante en las distribuciones modeladas. En Atacama, en tanto, una de las variables de mayor contribución fue la niebla.

En general, se ha documentado que la niebla tiene un efecto sustancial en estos sistemas (Agam and Berliner, 2006; Larraín-Barrios *et al.*, 2018; Larraín-Barrios *et al.*, 2019; Rundel and Mahu, 1976; Rundel *et al.*, 1972; Schulz *et al.*, 2011a; Shreve y Wiggins, 1964), pero no se tienen proyecciones futuras acerca de su comportamiento o persistencia. En este estudio seguimos la propuesta de Larraín-Barrios *et al.* (2019) y utilizamos un modelo espacial de niebla para las condiciones actuales el que al ser construido con variables topográficas, no tiene un equivalente de las condiciones de la niebla en el futuro como las capas bioclimáticas, lo que puede complicar el resultado e interpretación de los modelos. En Atacama, por ejemplo, algunos autores afirman que los datos meteorológicos muestran una tendencia hacia una mayor persistencia de nieblas (Muñoz *et al.*, 2016), mientras que otros, analizando el mismo conjunto de datos, llegan a la conclusión de que éstas disminuirán (Schulz *et al.*, 2011b). Sin embargo, si cualquiera de las entradas de agua en estos sistemas, ya sea, precipitación o niebla, se reduce al mismo tiempo que se elevan las temperaturas, estas condiciones amenazarían sin duda la persistencia de al menos, las especies espacialmente más restringidas (Midgley y Thuiller, 2007), algo que fue reflejado en los modelos propuestos en este trabajo.

Si bien todas las especies analizadas tanto en Atacama como en Baja California muestran contracción en mayor o menor grado, las cactáceas *E. iquiquensis* y *S. gummosus*, mostraron efectos positivos a neutros. Esta tendencia concuerda con mediciones hechas en otras especies de cactáceas del Desierto Sonorense continental, que muestran un incremento en su abundancia y cobertura en parcelas permanentes asociadas a una tendencia en el aumento de la temperatura y una reducción en la precipitación (Munson *et al.*, 2012). La tendencia al aumento en el futuro es contraria a lo encontrada en la actualidad por Schultz y colaboradores (2011b) que sugieren que algunas de las poblaciones más norteñas de *E. iquiquensis* se encuentran en retroceso por un cambio negativo en la persistencia de la niebla. Lo mismo aplica para los hallazgos de Albuquerque *et al.* (2018) que encuentran una notable reducción en ambientes adecuados para la persistencia del saguaro (*Carnegiea gigantea*) como consecuencia del CCG. Aunque en las proyecciones aquí propuestas, *E. iquiquensis* sufre una contracción similar a la propuesta por Schultz *et al.* (2011b) que empuja a la distribución hacia la costa, también se encontró que su

distribución se amplía levemente hacia el norte. El caso de *S. gummosus* es notable pues no se contrae latitudinalmente y se amplía hacia el este. No obstante estos efectos positivos, existe cierta incertidumbre en la capacidad de migrar a nuevas áreas potencialmente adecuadas en un lapso relativamente corto de tiempo (~ 50 años). Siendo ambas especies longevas, con lentas tasas de crecimiento (Anderson, 2001), características de la mayoría de las cactáceas, y probablemente siguiendo la tendencia de otras cactáceas dependientes de la precipitación para eventos de reclutamiento (Drezner, 2004), es altamente probable que estas posibilidades de expansión se vean limitadas, aunque rasgos como la dispersión por animales altamente móviles, la succulencia y la capacidad de enraizamiento y dispersión vegetativa se han considerado favorables para colonizar rápidamente nuevos ambientes (Munson *et al.*, 2012; Shishkova *et al.*, 2013).

La tendencia de las especies restantes fue a la contracción. En *Euphorbia* spp., ambas especies deciduas, la contracción del área en Baja California es dos veces la de *E. lactiflua* en Atacama, pero la tendencia es la misma, se contraen latitudinal y longitudinalmente. En contraste, *N. ramossisima* y *A. julacea*, especies siempreverdes, muestran comportamientos muy diferentes en sus respectivas proyecciones; la última de éstas muestra la reducción más drástica de las especies en ambos desiertos, mientras que *N. ramossisima* no muestra efectos negativos. Estas especies, sin embargo, presentan hojas con tejido succulento, lo que es una ventaja en las condiciones áridas (Larraín-Barrios *et al.*, 2018). Sin embargo algo que no se evalúa explícitamente en los modelos de distribución, es la capacidad de dispersión y movilidad de las especies. En este sentido, bajo un escenario de cambio hacia condiciones gradualmente más adversas para estas especies, la succulencia podría darles una mayor resiliencia comparadas con otras especies presumiblemente más sensibles sin estas características, permitiéndoles gradualmente migrar a nuevas áreas en las que aún persistan las condiciones adecuadas, lo que sería especialmente importante para *A. julacea* en Baja California. Otros trabajos sugieren que bajo cambios adversos para las especies en las condiciones climáticas áridas, características como la succulencia de las hojas podrían no ser suficientes especialmente frente al posible un incremento en las temperaturas acompañado de una reducción en la precipitación o en la niebla (Midgley and Thuiller, 2007).

4.2. Grupos y comunidades

El modelar a grupos de especies que comparten características tiene ventajas, y desventajas. Modelar cada especie por separado y ensamblarlas posteriormente, podría aumentar el nivel de detalle de la predicción del grupo funcional, pero tomaría mucho más tiempo del requerido para modelar únicamente a un grupo. Además, muchas especies pueden tener un bajo número de registros por ser raras o insuficientemente conocidas, generando una incertidumbre en los modelos individuales cuya calidad depende de forma importante de los datos de entrada (Elith *et al.*, 2006). Por otro lado, si algunas especies componentes del grupo actual difieren fuertemente en su distribución futura y la composición de la comunidad cambia como resultado de esta variación, las proyecciones al futuro pueden ser menos fiables y la utilidad de modelar grupos podría estar limitada a proporcionar evidencia de donde es posible que los grupos actuales no puedan persistir en el futuro (Ferrier and Guisan, 2006), consideraciones que se deben tener en cuenta con los modelos aquí propuestos.

Si bien en ambos desiertos, las especies modeladas siguieron tendencias similares a sus grupos, lo cual es claro al ver los valores promedios de ambos escenarios en cada entidad y compararlos entre especies y sus respectivos grupos, las cactáceas modeladas no siguen la misma tendencia que sus grupos, especialmente *S. gummosus* en Baja California. En el caso de Atacama se puede considerar que existe una tendencia relativamente similar entre especies y grupos pues *E. iquiquensis* el grupo de las suculentas –CAM tienen efectos levemente positivos y neutros, respectivamente. Sin embargo, en Baja California hay una diferencia importante entre *S. gummosus* y el grupo de las suculentas-CAM. Esto puede ser parcialmente explicado porque en Baja California, este grupo incluye especies de otras familias (Asparagaceae y Crassulaceae) y a pesar de que las especies comparten las características principales del grupo, tienen otros rasgos, como por ejemplo la forma de vida, que no comparten con las cactáceas, que son el principal elemento del grupo. Estas especies, principalmente con forma de rosetas, son abundantes en el área de estudio y se incorporó un importante número de registros de éstas en la modelación, lo que finalmente puede tener un efecto en el modelado del grupo. Esto podría verificarse modelando aparte las diferentes formas de vida dentro del grupo y comparando las tendencias. Este ejercicio puso de manifiesto que para usar esta aproximación se requiere un grupo funcional de características perfectamente definidas y con al menos, formas de vida similares. Además, es altamente recomendable probar el desempeño de los diferentes grupos contra una o varias

especies representativas para detectar inconsistencias en las tendencias. En los otros casos analizados, es muy probable que las distribuciones de los grupos estén efectivamente representando a las especies que los componen.

En Atacama este análisis mostró efectos principalmente considerados como neutros en las especies y los grupos, lo que significaría que las comunidades podrían no cambiar significativamente. No obstante, la estructura de la comunidad, sí podría verse modificada. Por ejemplo, en el grupo funcional suculento-CAM no se observan efectos significativos, pero un leve aumento de *E. iquiquensis* como el pronosticado para la especie, podría modificar la dinámica de interacciones entre especies, asumiendo que las nuevas áreas adecuadas sean efectivamente colonizadas, pudiendo modificar los procesos de filtrado biótico local a través de cambios en las interacciones. Respuestas similares han sido proyectadas para especies suculentas del desierto costero de niebla de Namibia, donde las proyecciones indican que las especies suculentas nativas tienden a mantenerse al 2080 (Thuiller *et al.*, 2006). Por otro lado, si bien en el grupo de las especies suculentas de Baja California hay una tendencia hacia la contracción de áreas, es importante destacar que algunas especies suculentas de la península son clonales (Clark-Tapia *et al.*, 2005) tanto por la producción de estolones como de bulbillos. Estos últimos pueden ser sorprendentemente móviles, lo que, en conjunto con la dispersión por semillas, representa una ventaja en la colonización de nuevas áreas (Herben *et al.*, 2014) ya que ésta característica podría permitirles migrar más fácilmente que otras especies en la medida en que las condiciones ambientales se van tornando desfavorables (Ricardo *et al.*, 2006).

Por otro lado, la distribución de los grupos deciduos en ambos desiertos indica una contracción importante ante los cambios pronosticados. Esto puede tener implicaciones en la comunidad, pues es justamente ésta la estrategia dominante en ambos desiertos (Larraín-Barrios *et al.*, 2018). Si bien en otros ambientes como en los bosques tropicales secos, las estrategias deciduas podrían aumentar (Aguirre-Gutierrez *et al.*, 2019). Las proyecciones de tipos funcionales arbóreo-deciduos en Namibia, indican que podría haber una reducción en la distribución de esta estrategia con el aumento de la aridez y temperatura (Thuiller *et al.*, 2006), patrón similar a lo detectado en nuestros análisis. Una reducción en este grupo puede representar un cambio importante en la estructura de la comunidad, pues la mayoría de las especies que componen este grupo, son arbustos, y muchos de ellos funcionan como nodrizas de especies suculentas. Las interacciones bióticas rara vez se incorporan de forma explícita en el modelado de

las consecuencias del cambio climático. Sin embargo, hay mucha discusión acerca de que al modelar el nicho ecológico fundamental de las especies en modelos correlativos, implícitamente también se modelan las interacciones que tiene la especie en cuestión con otros organismos, lo que tiene directa relación con otro aspecto relevante y que se encuentra en el centro de la discusión: se modelan los nichos de las especies (*Ecological Niche Modelling* o ENM) o se modelan las áreas de distribución de las mismas (*Species distribution Modelling* o SDM) (Soberón *et al.*, 2017). En este trabajo, lo que se identificó corresponde área de distribución de las especies y los grupos funcionales.

En el caso del grupo de las especies siempreverdes, Larraín-Barrios *et al.* (2019) encontraron que especies siempreverdes con hojas suculentas, como *A. julacea* y *N. ramosissima*, están asociadas a condiciones de aridez muy marcadas, pues son abundantes en secciones en donde la niebla es más escasa, pero también son abundantes donde por efecto de la topografía, puede haber mayor disponibilidad de agua en eventos de precipitación. Los modelos señalan, por ejemplo, que *N. ramosissima* es una de las especies más restringidas, así como también su grupo funcional e indican que esta restricción se acentuará al 2070, especialmente en la reducción norte-sur a pesar de que ambas especies tienen estrategias para persistir en condiciones de aridez. Midgley y Thuiller (2007) llegan a conclusiones muy similares para el Namaqualand, donde al igual que lo encontrado en este trabajo, las especies de hoja suculenta parecen ser más sensibles que los arbustos no suculentos bajo escenarios de alza de temperatura y reducción de la precipitación. No obstante, se requiere de experimentos que permitan entender porque esta característica potencialmente adaptativa para zonas áridas, parece reducirse al modelarla en diferentes desiertos (Midgley y Thuiller, 2007).

En general, los resultados de los ejercicios de modelación de distribuciones deben ser considerados con precaución. Existen una serie de incertidumbres en la modelación que provienen de: 1) las proyecciones climáticas en los horizontes futuros o los modelos utilizados para crearlas (Foley, 2010), 2) de los datos de entrada usados (Elith *et al.*, 2006) o bien 3) de que muchos de los cambios en las variables ambientales que se habían pronosticado están sucediendo con mayor velocidad que lo proyectado (IPCC, 2014; Smith *et al.*, 2015). En estos modelos, la ausencia de una predicción espacial y consensuada del comportamiento al futuro de la niebla (Muñoz *et al.*, 2016), agrega incertidumbre a los resultados. No obstante, las distribuciones generadas reflejaron muy bien las distribuciones conocidas de las especies usadas, por lo que,

pese a las distintas incertidumbres, los modelos sí lograron capturar la distribución de las especies y de al menos dos grupos funcionales.

Finalmente, los efectos negativos detectados en este ejercicio de modelación CCG, pueden tener efectos serios en la diversidad y funcionamiento de estos ecosistemas (Mantyka-Pringle *et al.*, 2012). Ante la reducción del área potencial proyectada de algunas de las especies y grupos funcionales estructuradores de las comunidades vegetales de los desiertos de niebla de América, es recomendable mantener y si es posible, ampliar la protección tanto *in situ* como *ex situ* de estos sistemas para asegurar la persistencia de su biodiversidad, especialmente en Atacama donde se encuentra parcialmente representada bajo el sistema actual de protección de áreas silvestres (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2012).

5. Conclusiones

En general pudimos detectar tres tipos de efectos al comparar la distribución de especies y GF actuales y bajo escenarios de CCG: 1) positivos con un aumento en área con respecto a la actual, 2) negativos con una reducción o contracción de las áreas potenciales al 2070 con respecto al área actual y 3) neutros, con efectos que no sobrepasan el 10% de diferencia entre las áreas actuales y las calculadas al futuro. Los efectos positivos solo se vieron en las especies pertenecientes a la familia Cactaceae. La intensidad de los efectos del CCG varía un poco entre las entidades ecológicas según el escenario, pero la tendencia, con excepción del grupo de especies suculentas-CAM, se mantiene independiente del escenario climático.

Las especies de Baja California como sus grupos parecen ser más sensibles que las de Atacama a los cambios pronosticados. Si bien existen instancias de protección para las áreas de estudio, en Atacama estas podrían no ser suficientes.

La carencia de información detallada y cuantitativa acerca de la distribución de la niebla en ambos sistemas y el insuficiente conocimiento acerca de muchas de las relaciones ecológicas de las especies vegetales y su entorno en este tipo de sistemas áridos, pueden agregar incertidumbre a los modelos de distribución, pero no hay duda de que cambios en las variables climáticas alterarán, la estructura de las comunidades, por lo que es urgente profundizar tanto en su conocimiento, como en la protección efectiva de estos sistemas escasamente representados en la biota global.

6. Literatura citada

1. Agam, N., Berliner, P.R., 2006. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments—A review. *Journal of Arid Environments* 65, 572-590.
2. Aguirre-Gutierrez, J., Oliveras, I., Rifai, S., Fauset, S., Adu-Bredu, S., Affum-Baffoe, K., Baker, T.R., Feldpausch, T.R., Gvozdevaite, A., Hubau, W., Kraft, N.J.B., Lewis, S.L., Moore, S., Niinemets, U., Peprah, T., Phillips, O.L., Zieminska, K., Enquist, B., Malhi, Y., 2019. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. *Ecology Letters* 22, 855-865.
3. Albuquerque, F., Benito, B., Rodriguez, M.A.M., Gray, C., 2018. Potential changes in the distribution of *Carnegiea gigantea* under future scenarios. *PeerJ* 6, e5623.
4. Austin, M.P., Van Niel, K.P., 2011. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography* 38, 1-8.
5. Berdugo, M., Maestre, F.T., Kéfi, S., Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Soliveres, S., Gomez-Aparicio, L., 2018. Aridity preferences alter the relative importance of abiotic and biotic drivers on plant species abundance in global drylands. *Journal of Ecology* 84:293–295.
6. Boucek, R.E., Rehage, J.S., 2014. Climate extremes drive changes in functional community structure. *Global Change Biology* 20, 1821-1831.
7. Bullock, S.H., 2003. Seasonality, spatial coherence and history of precipitation in a desert region of the Baja California peninsula. *Journal of Arid Environments* 53, 169-182.
8. Buonopane, M., Huenneke, L.F., Remmenga, M., 2005. Community response to removals of plant functional groups and species from a Chihuahuan Desert shrubland. *Oikos* 110, 67-80.
9. Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114: e6089-e6096.
10. Clark-Tapia, R., Alfonso-Corrado, C., Eguiarte, L.E., Molina-Freaner, F., 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic cactus of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 92, 272-278.
11. Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
12. Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024-1026.
13. Chesson, P., Gebauer, R.L., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M.S., Sher, A., Novoplansky, A., Weltzin, J.F., 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141, 236-253.
14. Davila, P., Tellez, O., Lira, R., 2013. Impact of climate change on the distribution of populations of an endemic Mexican columnar cactus in the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Plant Biosystems* 147, 376-386.
15. Diaz, S., Cabido, M., 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8, 463-474.
16. Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
17. Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E., Ngo, H.T., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K., Butchart, S., Chan, K., Garibaldi, L., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S.M., Midgley, G., Patricia, Miloslavich, Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razaque, J., Reyers, B., Chowdhury, R.R., Shin, Y.-J., Willis, I.V.-H.K., Zayas, C., 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services – unedited advance version, in: Cunha, M.C.d., Mace, G., Mooney, H. (Eds.). IPBES. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

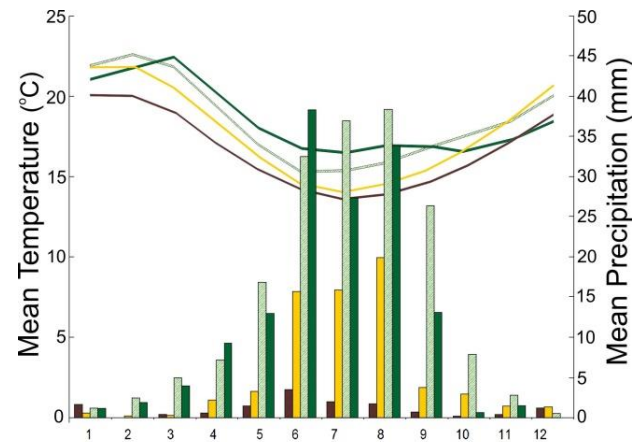
18. Drezner, T.D., 2004. Saguaro recruitment over their American range: a separation and comparison of summer temperature and rainfall. *Journal of Arid Environments* 56, 509-524.
19. Echeverría-Londoño, S., Enquist, B.J., Neves, D.M., Violle, C., Boyle, B., Kraft, N.J.B., Maitner, B.S., McGill, B., Peet, R.K., Sandel, B., Smith, S.A., Svenning, J.-C., Wisser, S.K., Kerkhoff, A.J., 2018. Plant Functional Diversity and the Biogeography of Biomes in North and South America. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6.
20. Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129-151.
21. Evenari, M., Noy-Meir, I., Goodall, D.W., 1985. *Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier, New York, USA. 365p.
22. Ferrier, S., Guisan, A., 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43, 393-404.
23. Foley, A.M., 2010. Uncertainty in regional climate modelling: A review. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 34, 647-670.
24. Fry, E.L., Manning, P., Allen, D.G., Hurst, A., Everwand, G., Rimmler, M., Power, S.A., 2013. Plant functional group composition modifies the effects of precipitation change on grassland ecosystem function. *PLoS One* 8, e57027.
25. Gibson, A.C., 1996. *Structure-function relations of warm desert plants*. Springer-Verlag Heidelberg, Berlin. 215p.
26. Herben, T., Novakova, Z., Klimesova, J., 2014. Clonal growth and plant species abundance. *Annals of Botany* 114, 377-388.
27. Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965-1978.
28. Houston, J., 2006. Variability of precipitation in the Atacama Desert: its causes and hydrological impact. *International Journal of Climatology* 26, 2181-2198.
29. IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report*, in: Team, T.C.W., Pachauri, R.K., Meyer, L. (Eds.), *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Geneva, Switzerland, p. 151.
30. Jones, C.D., Hughes, J.K., Bellouin, N., Hardiman, S.C., Jones, G.S., Knight, J., Liddicoat, S., O'Connor, F.M., Andres, R.J., Bell, C., Boo, K.O., Bozzo, A., Butchart, N., Cadule, P., Corbin, K.D., Doutriaux-Boucher, M., Friedlingstein, P., Gornall, J., Gray, L., Halloran, P.R., Hurtt, G., Ingram, W.J., Lamarque, J.F., Law, R.M., Meinshausen, M., Osprey, S., Palin, E.J., Parsons Chini, L., Raddatz, T., Sanderson, M.G., Sellar, A.A., Schurer, A., Valdes, P., Wood, N., Woodward, S., Yoshioka, M., Zerroukat, M., 2011. The HadGEM2-ES implementation of CMIP5 centennial simulations. *Geoscientific Model Development* 4, 543-570.
31. Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
32. Kelly, A.E., Goulden, M.L., 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 11823-11826.
33. Larraín-Barrios, B., Faúndez-Yancas, L., Búrquez, A., 2018. Plant functional trait structure in two fog deserts of America. *Flora* 243, 1-10.
34. Larraín-Barrios, B., Álvarez-Yepiz, J.C., Faúndez Y., L., Búrquez, A., 2019. Topography shapes plant community and trait local structure in the extreme arid Atacama and the Baja California coastal fog deserts. *Enviado a Acta Oecologica*.
35. Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., de Bello, F., Fonseca, C.R., Kattge, J., Valencia, E., Leps, J., Liancourt, P., 2017. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology* 105, 1058-1069.

36. Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768-1771.
37. Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology* 18, 1239-1252.
38. Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T., 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33, 1779-1789.
39. McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178-185.
40. McLaren, J.R., Turkington, R.O.Y., 2010. Plant functional group identity differentially affects leaf and root decomposition. *Global Change Biology*, 16, 3075–3084.
41. Midgley, G.F., Thuiller, W., 2007. Potential vulnerability of Namaqualand plant diversity to anthropogenic climate change. *Journal of Arid Environments* 70, 615-628.
42. Munson, S.M., Webb, R.H., Belnap, J., Andrew Hubbard, J., Swann, D.E., Rutman, S., 2012. Forecasting climate change impacts to plant community composition in the Sonoran Desert region. *Global Change Biology* 18, 1083-1095.
43. Muñoz, R.C., Quintana, J., Falvey, M.J., Rutlant, J.A., Garreaud, R., 2016. Coastal Clouds at the Eastern Margin of the Southeast Pacific: Climatology and Trends. *Journal of Climate* 29, 4525-4542.
44. Noy-Meir, I., 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 25-51.
45. Pau, S., Edwards, E.J., Still, C.J., 2013. Improving our understanding of environmental controls on the distribution of C3 and C4 grasses. *Global Change Biology* 19, 184-196.
46. Pawar, S., MichelleS.Koob, Kelleya, C., Ahmed, M.F., Chaudhuride, S., SahotraSarkara, 2007. Conservation assessment and prioritization of areas in Northeast India: Priorities for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 136, 346-361.
47. Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M., Townsend Peterson, A., 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34, 102-117.
48. Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapired, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231-259.
49. Pla, L., Casanoves, F., Di Rienzo, J., 2012. *Quantifying Functional Biodiversity*. Springer, Springer Netherlands.
50. Plischoff, P., Fuentes-Castillo, T., 2011. Representativeness of terrestrial ecosystems in Chile's protected area system. *Environmental Conservation* 38, 303-311.
51. Powers, J.S., Tiffin, P., 2015. Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology* 24, 927-936.
52. Rebman, J., Roberts, N., 2012. *Baja California plant field guide*. San Diego Natural History Museum : Sunbelt Publications, San Diego, CA. 451p.
53. Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M.B., 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164, S143-S164.
54. Rundel, P., Mahu, M., 1976. Community structure and diversity in a coastal fog desert in northern Chile. *Flora*, 493-505.
55. Rundel, P.W., Bowler, P.A., Mulroy, T.W., 1972. A Fog-Induced Lichen Community in Northwestern Baja California, with Two New Species of *Desmazieria*. *The Bryologist* 75, 501-508.
56. Schulz, N., Aceituno, P., Richter, M., 2011a. Phytogeographic divisions, climate change and plant dieback along the coastal desert of northern Chile. *Erdkunde* 65, 169–187.
57. Schulz, N., Boisier, J.P., Aceituno, P., 2011b. Climate change along the arid coast of northern Chile. *International Journal of Climatology* 32, 1803-1814.
58. Shreve, F., Wiggins, I.L., 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press, Stanford, California. 840p.

59. Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibarguengoytía, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328, 894-899.
60. Soberón, J., Osorio-Olvera, L., Peterson, T., 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88, 437-441.
61. Soberon, J., Nakamura, M., 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106 Suppl 2, 19644-19650.
62. Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L., Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.
63. Thuiller, W., Midgley, G.F., Hughes, G.O., Bomhard, B., Drew, G., Rutherford, M.C., Woodward, F.I., 2006. Endemic species and ecosystem sensitivity to climate change in Namibia. *Global Change Biology* 12, 759-776.
64. Urban, M.C., 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348, 571-573.
65. Ureta, C., Martínez-Meyer, E., Perales, H.R., Álvarez-Buylla, E.R., 2012. Projecting the effects of climate change on the distribution of maize races and their wild relatives in Mexico. *Global Change Biology* 18, 1073-1082.
66. Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J., Kattge, J., 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 13690-13696.
67. Westoby, M., Wright, I.J., 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 261-268.
68. Woodward, F.I., Lomas, M.R., Kelly, C.K., 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* 359, 1465-1476.
69. Zhang, Z.-D., 2013. Predicting the distribution of potential natural vegetation based on species functional groups in fragmented and species-rich forests. *Plant Ecology and Evolution* 146, 261-271.

MATERIAL SUPLEMENTARIO (MS)

MS 1: Resumen climático con los valores promedio mensuales de precipitación y temperatura para las cuatro estaciones meteorológicas en las áreas de estudio. En color pardo Cerro Moreno (Atacama), en amarillo Taltal (Atacama), en verde achurado Santa Rosaliita (Baja California) y en verde oscuro la estación El Rosario (Baja California). El eje X representa los meses. Las estaciones de Baja California han sido desplazadas 6 meses (el mes 1 corresponde al 7 de Baja California).



MS 2: Valores del área bajo la curva (AUC) para cada unidad operativa en los análisis temporales (actual y 2070) y en los escenarios 6.0 y 8.5 del modelo acoplado océano atmosfera HadGEM2-ES.

Área	Tiempo	RCP	Entidad Ecológica	AUC Entrenamiento/Prueba
Atacama	Actual	Actual	<i>Eulychnia iquiquensis</i>	0.989/0.990
			<i>Euphorbia lactiflua</i>	0.989/0.975
			<i>Nolana ramossisima</i>	0.994/0.994
			GF Suculento-CAM	0.983/0.979
			GF Deciduo	0.975/0.964
			GF Siempreverde	0.982/0.975
	2070	6.0	<i>Eulychnia iquiquensis</i>	0.986/0.990
			<i>Euphorbia lactiflua</i>	0.990/0.973
			<i>Nolana ramossisima</i>	0.992/0.993
			GF Suculento-CAM	0.982/0.978
			GF Deciduo	0.976/0.959
			GF Siempreverde	0.983/0.974
		8.5	<i>Eulychnia iquiquensis</i>	0.988/0.990
			<i>Euphorbia lactiflua</i>	0.990/0.969
<i>Nolana ramossisima</i>			0.993/0.994	
GF Suculento-CAM			0.984/0.979	
GF Deciduo			0.975/0.961	
GF Siempreverde			0.984/0.975	
Baja California	Actual	Actual	<i>Atriplex julacea</i>	0.967/0.969
			<i>Euphorbia misera</i>	0.946/0.917
			<i>Stenocereus gummosus</i>	0.959/0.857
			GF Suculento-CAM	0.949/0.902
			GF Deciduo	0.920/0.885
			GF Siempreverde	0.938/0.913
	2070	6.0	<i>Atriplex julacea</i>	0.963/0.964
			<i>Euphorbia misera</i>	0.938/0.905
			<i>Stenocereus gummosus</i>	0.953/0.853
			GF Suculento-CAM	0.949/0.932
			GF Deciduo	0.919/0.878
			GF Siempreverde	0.929/0.937
		8.5	<i>Atriplex julacea</i>	0.967/0.970
			<i>Euphorbia misera</i>	0.940/0.928
			<i>Stenocereus gummosus</i>	0.959/0.869
			GF Suculento-CAM	0.951/0.918
			GF Deciduo	0.918/0.891
			GF Siempreverde	0.929/0.915

MS 3a: Variables bioclimáticas obtenidas desde Woldclim (<http://www.worldclim.org>)

1. Temperatura promedio anual (°C)
2. Oscilación diurna de la temperatura (°C)
3. Isothermalidad (°C)
4. Estacionalidad de la temperatura (°C)
5. Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)
6. Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)
7. Oscilación anual de la temperatura (°C)
8. Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (°C)
9. Temperatura promedio del trimestre más seco (°C)
10. Temperatura promedio del trimestre más cálido (°C)
11. Temperatura promedio del trimestre más frío (°C)
12. Precipitación anual (mm)
13. Precipitación del periodo más lluvioso (mm)
14. Precipitación del periodo más seco (mm)
15. Estacionalidad de la precipitación (mm)
16. Precipitación del trimestre más lluvioso (mm)
17. Precipitación del trimestre más seco (mm)
18. Precipitación del trimestre más cálido (mm)
19. Precipitación del trimestre más frío (mm)

MS 3b: Variables ambientales seleccionadas para el modelado de las áreas adecuadas para la distribución de las diferentes entidades ecológicas (especies y grupos funcionales) y número de registros usados en el modelo para cada entidad. TWI: Índice topográfico de humedad del suelo. Los (*) indican proporcionalmente a las variables que más contribuyen al modelo de la distribución actual.

Área	Entidad Ecológica	Entrenamiento /Validación	Bioclimáticas	Topográficas
Atacama	<i>Eulychnia iquiquensis</i>	111/36	1, 2, 3***-13*, 18*	Niebla**, este, sur
	<i>Euphorbia lactiflua</i>	109/36	1, 2, 3***-11, 13*, 16, 18*, 19	Niebla**, este, sur
	<i>Nolana ramossisima</i>	66/21	3***, 4 - 8, 12, 13*, 16, 18*	Niebla**, este, sur
	GF Suculento-CAM	189/63	1, 2, 3**-13**, 15, 16, 18**	Elevación***
	GF Deciduo	289/96	1, 2, 3**-12*, 15, 18**	Elevación***
	GF Siempreverde	199/66	1, 2, 3**, 4, 6-12, 16*, 18*	Elevación***
Baja California	<i>Atriplex julacea</i>	42/14	3, 4, 7*, 12, 15**, 18**	Pendiente, Elevación***, niebla, norte, TWI
	<i>Euphorbia misera</i>	59/19	2-4, 6, 7, 9, 12**, 14, 15*, 16, 18**	Pendiente, Elevación***, niebla, norte, TWI
	<i>Stenocereus gummosus</i>	51/16	1, 2**, 3-4, 9, 11-15***, 16, 17** , 18, 19	Pendiente, Elevación*, niebla, norte, TWI
	GF Suculento-CAM	87/28	2-4, 6, 7, 9, 11*, 12, 15***, 16, 18**, 19	Pendiente, TWI
	GF Deciduo	129/42	1-4, 6, 7*, 9, 10-12, 14, 15*, 18**	Pendiente, TWI
	GF Siempreverde	80/26	2**, 3*, 6, 7, 9, 11-13, 15*, 17, 18***, 19	Pendiente, TWI



Capítulo V

Discusión y conclusiones generales



En este trabajo de investigación se exploró el filtrado ambiental a través de los efectos de algunas variables abióticas relacionadas con la composición y abundancia de especies y los rasgos funcionales en diferentes escalas espaciales, escogiendo como modelos de estudio los desiertos costeros de niebla de América (ver Figura 1, Capítulo I). La elección de comunidades de desierto extremo derivó de la frecuente mención en la literatura, de que en estos ambientes es donde podrían estar operando de manera más intensa los filtros ambientales abióticos (en contraposición de las regiones tropicales húmedas donde se postulan a los componentes bióticos como los principales responsables de la estructuración de la comunidad). Estos desiertos presentan características ambientales similares y una composición florística diferente y particular en cada uno, lo que permitió la evaluación de los mecanismos de filtrado abiótico en las dos escalas en las que es posible detectarlo: regional y local.

En la escala regional (Capítulo II), se evaluó la composición y abundancia en rasgos, grupos funcionales y especies y se demostró que ambos desiertos son muy similares en las variables climáticas de temperatura, precipitación y niebla, y que éstas tienen un efecto en la comunidad vegetal que se refleja en la composición funcional- que resultó ser singular y representativa de estos biomas, separándose de otros desiertos y ambientes - mientras que el efecto de estas variables ambientales fue menor en la abundancia (cobertura relativa) de los rasgos y los grupos funcionales. Para la caracterización funcional se consideraron una serie de rasgos que están presentes también en otros ambientes. Si bien se encontró que un conjunto de estos rasgos funcionales son propios de los desiertos de niebla, el conocimiento acerca de rasgos funcionales relacionados con la niebla en zonas áridas es en general limitado. Trabajos como los de Martorell y Ezcurra (2002) que proponen a las rosetas como una forma adaptada para la captura de niebla en zonas áridas, o los trabajos de Rundel *et al* (1980) y Mooney *et al* (1980), que han considerado las pequeñas hojas suculentas como un rasgo característico de los desiertos de niebla, son coincidentes con los resultados encontrados en esta tesis. Sin embargo, debido a que existe poca información acerca de la utilización de la niebla por las plantas en estos desiertos, se requiere una profundización en la investigación acerca de los rasgos y estrategias funcionales propios de los organismos de los desiertos de niebla, que podría ser un objetivo interesante de investigación futura.

Por otro lado, el que no se presentaran especies compartidas entre desiertos fue esencial para aislar el factor filogenético del efecto de los filtros abióticos sobre los rasgos funcionales pues

aun existiendo un bajísimo porcentaje de familias y géneros compartidos, las especies en estas categorías taxonómicas, no están cercanamente emparentadas según las filogenias documentadas, además de representar un porcentaje muy bajo de ambas floras. Sin embargo, es importante considerar esto como un elemento de estudio a profundizar. Análisis específicos que cuantifiquen la señal filogenética (Webb *et al.*, 2012) de las especies que presentan niveles taxonómicos superiores compartidos en estos ambientes, ayudarían a tener una aproximación más fina de los efectos del proceso de filtrado abiótico que sin duda resultan obvios en estos desiertos por la abundancia de familias claramente adaptadas a la escasez de agua. En general, en esta escala de análisis la presencia del filtro abiótico-climático regional sobre los rasgos funcionales fue patente y está en sintonía con lo planteado en la teoría y lo encontrado en otros desiertos y ambientes (Blonder *et al.*, 2015; Cody y Mooney, 1978; Echeverría-Londoño *et al.*, 2018; Esler y Rundel, 1999; Lusk *et al.*, 2016; Rundel, 2011; Orians y Solbrig, 1977; Paruelo *et al.*, 1998).

El siguiente nivel de análisis ayudó a entender por qué la abundancia relativa de los rasgos no estuvo completamente explicada por el filtro climático grueso, algo esperable de acuerdo con la teoría (Echeverría-Londoño *et al.*, 2018; Keddy, 1992; Swenson *et al.*, 2011). En este nivel, se evaluó la abundancia de los rasgos y las especies usando los factores topográficos locales que inciden en la disponibilidad hídrica para las plantas, una variable crítica de estos sistemas (Agam y Berliner, 2006; Alcaraz y Delgadillo-Rodríguez, 2010; Noy-Meir, 1973; Rundel *et al.*, 1991; Schulz *et al.*, 2011). Los hallazgos fueron consistentes con los encontrados en otros sistemas limitados por el recurso hídrico donde la topografía juega un papel fundamental en la disponibilidad hídrica y en los patrones de estructuración de la comunidad (Armesto y Martínez, 1978; Borthagaray *et al.*, 2010; Hoylman *et al.*, 2018; Méndez-Toribio *et al.*, 2017). Los rasgos funcionales fueron separados del mismo modo en ambos desiertos— tallos suculentos por un lado y hojas mayoritariamente sin suculencia, por otro— a lo largo de gradientes de humedad, gradientes que en última instancia, operan como filtros ambientales. Estos gradientes estuvieron asociados a dos fuentes diferentes de recurso hídrico: la niebla en Atacama y la precipitación en Baja California, lo que era esperable dada la nula precipitación de Atacama y consecuentemente la influencia determinante de la niebla. Sin embargo, este patrón observado en los rasgos, no fue detectado en las especies.

En las especies no se detectó ningún gradiente claro, aunque sí, diferentes variables relacionadas con la abundancia, lo que fue especialmente evidente en Baja California. Por un

lado, es posible que las especies presenten correlaciones con otras variables abióticas no medidas en este trabajo, como la estructura física o química del suelo (López *et al.*, 2016b) o con la geomorfología (Rundel *et al.*, 2014), o bien reflejen un proceso de filtrado biótico local (Kraft *et al.*, 2015) y que actúen en conjunto con las variables topográficas usadas en los análisis para influir en los ensamblajes comunitarios. Si bien abordar el estudio del filtrado biótico estaba fuera de los alcances de esta tesis, queda como una línea de investigación futura que requiere ser explorada a detalle, especialmente considerando la elevada diversidad funcional de las comunidades de ambos desiertos. De acuerdo con la teoría, se espera que la aridez mantenga una baja diversidad funcional y rangos de valores de rasgos acotados en la comunidad, como efecto homogeneizador del fuerte proceso de filtrado (Funk *et al.*, 2008). Sin embargo, estos desiertos, al igual que lo encontrado en otras zonas áridas, poseen una importante diversidad de rasgos funcionales. Esto podría indicar, de acuerdo con Chesson *et al.* (2004), que la competencia separó a las especies en distintas estrategias para aprovechar los pulsos de recursos, espacial y temporales, que provienen de las erráticas y escasas precipitaciones que se presentan en ambos desiertos en combinación con los pulsos de niebla que presentan estacionalidad, por lo que la exploración de los efectos del filtrado biótico, podría ayudar a entender la diversidad funcional y clarificar los patrones encontrados en las especies.

En general, a partir de los resultados obtenidos en esta tesis, es posible establecer la presencia del filtro abiótico operando en la escala regional y local, en las comunidades de los desiertos de niebla de América. Sin embargo, como en todo trabajo de investigación, puede haber algunas limitaciones en la interpretación. Si bien la representatividad y variación de estos sistemas en ambos desiertos se recogió a través del diseño de muestreo con parcelas ubicadas cada 50 m de elevación en todas las exposiciones desde 50 a 650 m s.n.m, en la práctica, la ubicación de las parcelas tuvo algunos ajustes dada la logística propia del trabajo de campo, que eventualmente pudieron reducir la cuantificación de la variación de rasgos funcionales y la variación espacial de las variables ambientales asociadas a cada parcela. No obstante, es poco probable que esto afecte los resultados finales en la evaluación de la composición de rasgos funcionales presentes en cada desierto (capítulo II), aunque su efecto podría ser ligeramente mayor en la evaluación de la relación entre la abundancia y la topografía (capítulo III) por la dependencia de los resultados a la escala espacial de análisis.

Por otro lado, si bien las estaciones meteorológicas representan el clima local, éstas se localizan en los extremos de las áreas de estudio y aunque representativas, podrían ser insuficientes, tanto en la resolución espacial como temporal. La resolución espacial y temporal, sin embargo, podría mejorarse con la incorporación de medidas sistemáticas y directas de temperatura, precipitación, niebla lo que permitiría probablemente, realizar afirmaciones más precisas en un contexto predictivo y presumiblemente se podrían definir mejor las relaciones especie - ambiente. Sin embargo a pesar de no contar con un nivel de resolución mayor en los datos climáticos, un hallazgo relevante de esta investigación es la cuantificación indirecta del efecto de la niebla en estos desiertos costeros, especialmente en Atacama. Si bien la literatura es extensa en mencionar que la niebla tiene una influencia importante en la vegetación (Alcaraz y Delgadillo-Rodríguez, 2010; Peinado *et al.*, 2011; Rundel *et al.*, 1991; Schulz *et al.*, 2011), nunca se habría puesto en un contexto comparativo – de carácter cuantitativo. Atacama, teniendo una precipitación prácticamente nula, presenta sólo la mitad de cobertura vegetal que Baja California, que tiene nueve veces más precipitación. Esto, por una parte, es un fuerte indicador del efecto positivo de la niebla en la productividad de estos ecosistemas, y por otra parte, es un indicador de que las variables ambientales pueden ser predictivas de algunos aspectos de la comunidad y que una mayor resolución en variables como la niebla y la precipitación, podrían contribuir significativamente a entender en detalle los mecanismos de ensamble de estas comunidades.

Por último, sabiendo que los dos niveles de filtrado ambiental operan en estos sistemas, se proyectó la distribución en el espacio geográfico de especies y grupos funcionales característicos de los desiertos de estudio usando las variables climáticas y topográficas detectadas en los capítulos II y III. En este ejercicio, se estableció que las comunidades de Baja California podrían variar fuertemente frente a aumentos en la temperatura y reducción de la precipitación, en tanto que Atacama se mantendría más estable-con menos cambios- en las proyecciones de la evolución climática. En este sentido, el cambio en Baja California tendría efectos mayores en la biodiversidad y en la composición y estructura de las comunidades, mientras que en Atacama las proyecciones en la distribución indican que habría mayores posibilidades de ajuste al cambio climático global (Midgley y Thuiller, 2007; Munson *et al.*, 2012; Thuiller *et al.*, 2006). El método de modelación propuesto en el artículo demostró ser satisfactorio para al menos dos de los grupos, los cuales reflejan las tendencias de las especies más abundantes de dichos grupos. Sin embargo, en Baja California, el grupo de las especies suculentas-CAM no mostró la misma

tendencia de reducción que su especie representativa, probablemente debido al sesgo que introducen los numerosos registros de especies de familias suculentas y CAM pero con formas de vida diferentes. Una alternativa para explorar esta discrepancia sería modelar cada forma de vida en el grupo y también otras especies de cactáceas representativas y comparar sus tendencias. En este sentido, el modelado de grupos funcionales tiene varias ventajas frente a la modelación de las especies una a una: un rápido procesamiento, detectar patrones compartidos de las especies como respuesta al ambiente, o bien poder usar especies raras o con pocos registros y detectar patrones más complejos en el nivel comunitario. Sin embargo, este ejercicio también mostró que para usar esta aproximación se requiere un grupo funcional de características muy bien definidas por lo que es altamente recomendable estudiar el desempeño de los diferentes grupos contra una o varias especies representativas para detectar inconsistencias en las tendencias.

Con respecto a las proyecciones en el espacio geográfico, los resultados de este ejercicio de modelación de distribuciones deben ser considerados con precaución dada la incertidumbre asociada a las proyecciones climáticas en los horizontes futuros y los modelos utilizados para crearlas (Foley, 2010). Las últimas evaluaciones del IPCC han detectado que los cambios en las variables ambientales están sucediendo con mayor velocidad que lo proyectado (IPCC, 2014; Smith *et al.*, 2015) por lo que es probable que las estimaciones aquí establecidas de cambio hacia el futuro sean conservadoras. Además al no disponer de una predicción espacial y consensuada del comportamiento al futuro de la niebla (Muñoz *et al.*, 2016), agrega incertidumbre a los resultados. No obstante, los mapas de distribución actual generados reflejaron muy bien las distribuciones actuales descritas de las especies usadas, por lo que, pese a las distintas incertidumbres, los modelos sí lograron capturar la distribución de las especies y de los grupos funcionales, además de detectar diferentes efectos sobre especies y grupos: negativos, neutros, e incluso, algunos positivos en ambos desiertos. Sin embargo, los cambios positivos fueron detectados únicamente en las especies de cactáceas. En este sentido, los resultados encontrados reflejan tendencias similares modeladas por otros investigadores en otros desiertos (Thuiller *et al.*, 2006; Midgley y Thuiller, 2007; Munson *et al.*, 2012).

Los hallazgos de esta tesis indican que es posible predecir la estructura de la comunidad, considerando que los ensambles no son producto del azar, sino que están gobernados, al menos parcialmente, por un conjunto de variables climáticas y topográficas que afectan especialmente a la diversidad funcional de la comunidad tal como lo predice la teoría (Díaz *et al.*, 1998). También

en sintonía con lo propuesto en la literatura, los resultados obtenidos apoyan el uso de los elementos de la biodiversidad como los rasgos funcionales y las especies para facilitar el entendimiento de los procesos que determinan los ensamblajes comunitarios, particularmente en el contexto del filtrado abiótico (McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007).

Los factores abióticos tienen un efecto directo en la composición y estructura de las comunidades. Sin embargo, las escalas en las que operan estos factores y los efectos que tienen sobre las comunidades vegetales han sido materia de debate en años recientes, especialmente en cuanto al filtrado ambiental. La discusión se mantiene porque en algunos casos, los efectos que provocan los filtros bióticos como la exclusión competitiva o la facilitación, podrían confundirse con los del filtrado abiótico (Berdugo *et al.*, 2018; Cadotte y Tucker, 2017; HilleRisLambers *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015). No obstante, el uso del filtrado ambiental es válido siempre que la hipótesis se ponga a prueba o verifique en escalas espaciales y temporales apropiadas a la pregunta (Cadotte y Tucker, 2017; Kraft *et al.*, 2015). Tal es el caso de las escalas regional y local aquí usadas. También, es relevante incorporar medidas relacionadas con parámetros poblacionales como la abundancia o la tasa de crecimiento (como la medida de abundancia usada en los capítulos II y III) y no únicamente con datos observacionales que limitan la inferencia de relaciones entre las variables abióticas y la estructura de la comunidad (Cadotte y Tucker, 2017). Asimismo, es importante conocer la dinámica de la inmigración de especies hacia la comunidad (Emerson y Gillespie, 2008; Kraft *et al.*, 2015), prefiriendo para la evaluación del filtrado abiótico, sistemas aislados y en equilibrio -como los desiertos estudiados en este trabajo- pues se asume que al estar en equilibrio, el filtrado biótico en la comunidad provocado por cambios en la inmigración, se reduce y entonces es más fácil observar el efecto del filtrado ambiental. Finalmente, al establecer una comparación entre dos comunidades, es importante evaluar la estructura filogenética entre las especies de cada desierto (capítulo II), especialmente en el caso de la estructura funcional de la comunidad y la identificación de fenómenos de convergencia (Cadotte y Tucker, 2017; Kraft *et al.*, 2015; Thakur y Wright, 2017). Los resultados de esta investigación representan la primera comparación formal entre los desiertos costeros de niebla de América y brindan soporte a las hipótesis de filtrado ambiental abiótico en las diferentes escalas de análisis (Díaz *et al.*, 1998; HilleRisLambers *et al.*, 2012; Keddy, 1992). Los hallazgos constituyen un primer paso que abre oportunidades de investigación para entender los mecanismos que dirigen los ensamblajes comunitarios de estos particulares sistemas biológicos.

Finalmente, el estudio de los desiertos costeros de niebla de Atacama y Baja California develó una serie de elementos biológicos, biogeográficos y ecológicos que los hace altamente particulares, y por lo tanto, altamente vulnerables. Su estrecha distribución geográfica, su singularidad climática y toda su particularidad florística y ecológica-funcional los hace irremplazables (Pressey *et al.*, 1993). Sumado a los potenciales efectos del CCG, Atacama y Baja California deberían tener una alta prioridad de conservación. Esta investigación resalta la necesidad de protección efectiva de la diversidad biológica que albergan estos ecosistemas únicos.

Literatura citada

1. Agam, N., Berliner, P.R., 2006. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments—A review. *Journal of Arid Environments* 65, 572-590.
2. Alcaraz, F.J., Delgadillo-Rodríguez, J., 2010. Matorrales suculentos y deserticos del desierto central de Baja California afectados por la maresia. *Braun-Blanquetia* 46, 85-100.
3. Armesto, J.J., Martínez, J., 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66, 881-889.
4. Berdugo, M., Maestre, F.T., Kéfi, S., Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Soliveres, S., Gomez-Aparicio, L., 2018. Aridity preferences alter the relative importance of abiotic and biotic drivers on plant species abundance in global drylands. *Journal of Ecology* 84:293–295
5. Blonder, B., Nogués-Bravo, D., Borregaard, M.K., II, J.C.D., Jørgensen, P.M., Kraft, N.J.B., Lessard, J.-P., Morueta-Holme, N., Sandel, B., Svenning, J.-C., Violle, C., Rahbek, C., Enquist, B.J., 2015. Linking environmental filtering and disequilibrium to biogeography with a community climate framework. *Ecology* 96, 972–985.
6. Borthagaray, A.I., Fuentes, M.A., Marquet, P.A., 2010. Vegetation pattern formation in a fog-dependent ecosystem. *Journal of Theoretical Biology* 265, 18-26.
7. Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V.D., Schrod, F., Mahecha, M.D., Peet, R.K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., Arfin Khan, M.A.S., Attorre, F., Aubin, I., Baraloto, C., Barroso, J.G., Bauters, M., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bjorkman, A.D., Blonder, B., Čarni, A., Cayuela, L., Černý, T., Cornelissen, J.H.C., Craven, D., Dainese, M., Derroire, G., De Sanctis, M., Díaz, S., Doležal, J., Farfan-Rios, W., Feldpausch, T.R., Fenton, N.J., Garnier, E., Guerin, G.R., Gutiérrez, A.G., Haider, S., Hattab, T., Henry, G., Hérault, B., Higuchi, P., Hölzel, N., Homeier, J., Jentsch, A., Jürgens, N., Kącki, Z., Karger, D.N., Kessler, M., Kleyer, M., Knollová, I., Korolyuk, A.Y., Kühn, I., Laughlin, D.C., Lens, F., Loos, J., Louault, F., Lyubenova, M.I., Malhi, Y., Marcenò, C., Mencuccini, M., Müller, J.V., Munzinger, J., Myers-Smith, I.H., Neill, D.A., Niinemets, Ü., Orwin, K.H., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Pérez-Haase, A., Petřík, P., Phillips, O.L., Pärtel, M., Reich, P.B., Römermann, C., Rodrigues, A.V., Sabatini, F.M., Sardans, J., Schmidt, M., Seidler, G., Silva Espejo, J.E., Silveira, M., Smyth, A., Sporbert, M., Svenning, J.-C., Tang, Z., Thomas, R., Tsiripidis, I., Vassilev, K., Violle, C., Virtanen, R., Weiher, E., Welk, E., Wesche, K., Winter, M., Wirth, C., Jandt, U., 2018. Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution* 2, 1906-1917.
8. Butterfield, B.J., Betancourt, J.L., Turner, R.M., Briggs, J.M., 2010. Facilitation drives 65 years of vegetation change in the Sonoran Desert. *Ecology* 91, 1132-1139.
9. Cadotte, M.W., Tucker, C.M., 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution* 32, 429-437.
10. Chesson, P., Gebauer, R.L., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M.S., Sher, A., Novoplansky, A., Weltzin, J.F., 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141, 236-253.
11. Cody, M.L., Mooney, H.A., 1978. Convergence versus non-convergence in mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 265-321.
12. Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
13. Dillon, M.O., Tu, T., Xie, L., Quipuscoa Silvestre, V., Wen, J., 2009. Biogeographic diversification in *Nolana* (Solanaceae), a ubiquitous member of the Atacama and Peruvian Deserts along the western coast of South America. *Journal of Systematics and Evolution* 47, 457-476.

14. Echeverría-Londoño, S., Enquist, B.J., Neves, D.M., Violle, C., Boyle, B., Kraft, N.J.B., Maitner, B.S., McGill, B., Peet, R.K., Sandel, B., Smith, S.A., Svenning, J.-C., Wisser, S.K., Kerkhoff, A.J., 2018. Plant functional diversity and the biogeography of biomes in North and South America. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6, 219.
15. Evenari, M., Noy-Meir, I., Goodall, D.W., 1985. *Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier, New York, USA. 365p.
16. Foley, A.M., 2010. Uncertainty in regional climate modelling: A review. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 34, 647-670.
17. HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 227-248.
18. Hoylman, Z.H., Jencso, K.G., Hu, J., Martin, J.T., Holden, Z.A., Seielstad, C.A., Rowell, E.M., 2018. Hillslope Topography Mediates Spatial Patterns of Ecosystem Sensitivity to Climate. *Journal of Geophysical Research - Biogeosciences* 123, 353–371.
19. Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. 375p.
20. IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report*, in: Team, T.C.W., Pachauri, R.K., Meyer, L. (Eds.), Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland, p. 151.
21. Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
22. Kraft, N.J., Godoy, O., Levine, J.M., 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112, 797-802.
23. Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., de Bello, F., Fonseca, C.R., Kattge, J., Valencia, E., Leps, J., Liancourt, P., 2017. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology* 105, 1058-1069.
24. López, R.P., Squeo, F.A., Armas, C., Gutiérrez, J.R., 2016a. Enhanced facilitation at the extreme end of the aridity gradient in the Atacama Desert: a community-level approach. *Ecology* 97, 1593–1604.
25. López, R.P., Squeo, F.A., Gutiérrez, J.R., 2016b. Differential effect of shade, water and soil type on emergence and early survival of three dominant species of the Atacama Desert. *Austral Ecology* 41, 428-436.
26. Lusk, C.H., Jimenez-Castillo, M., Aragón, R., Easdale, T.A., Poorter, L., Hinojosa, L.F., Mason, N.W.H., 2016. Testing for functional convergence of temperate rainforest tree assemblages in Chile and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 54, 175-203.
27. Martorell, C., Ezcurra, E., 2002. Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science* 13, 651-662.
28. McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178-185.
29. Méndez-Toribio, M., Ibarra-Manríquez, G., Navarrete-Segueda, A., Paz, H., 2017. Topographic position, but not slope aspect, drives the dominance of functional strategies of tropical dry forest trees. *Environmental Research Letters* 12, 085002.
30. Midgley, G.F., Thuiller, W., 2007. Potential vulnerability of Namaqualand plant diversity to anthropogenic climate change. *Journal of Arid Environments* 70, 615-628.
31. Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Ehleringer, J., Rundel, P., 1980. Atmospheric water uptake by an Atacama Desert shrub. *Science* 209, 693-694.

32. Munson, S.M., Webb, R.H., Belnap, J., Andrew Hubbard, J., Swann, D.E., Rutman, S., 2012. Forecasting climate change impacts to plant community composition in the Sonoran Desert region. *Global Change Biology* 18, 1083-1095.
33. Muñoz, R.C., Quintana, J., Falvey, M.J., Rutllant, J.A., Garreaud, R., 2016. Coastal Clouds at the Eastern Margin of the Southeast Pacific: Climatology and Trends. *Journal of Climate* 29, 4525-4542.
34. Noy-Meir, I., 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 25-51.
35. Orians, G.H., Solbrig, O.T., 1977. Convergent evolution in warm deserts . An examination of strategies and patterns in deserts of Argentina and the United States. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. 333p.
36. Puelo, J.M., Jobbagy, E.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K., Bur, I.C., 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8, 194-206.
37. Peinado, M., Ocaña-Peinado, F.M., Aguirre, J.L., Delgadillo, J., Macías, M.Á., Díaz-Santiago, G., 2011. A phytosociological and phytogeographical survey of the coastal vegetation of western North America: beach and dune vegetation from Baja California to Alaska. *Applied Vegetation Science* 14, 464-484.
38. Pliscoff, P., Fuentes-Castillo, T., 2011. Representativeness of terrestrial ecosystems in Chile's protected area system. *Environmental Conservation* 38, 303-311.
39. Pressey, R.L., Humphries, C.J., Margules, C.R., Vane-Wright, R.I., Williams, P.H., 1993. Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology & Evolution* 8, 124-128.
40. Riemann, H., Ezcurra, E., 2005. Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, Mexico. *Biological Conservation* 122, 141-150
41. Rundel, P., Ehleringer, J., Mooney, H.A., Gulmon, S.L., 1980. Patterns of Drought Response in Leaf-Succulent Shrubs of the Coastal Atacama Desert in Northern Chile. *Oecologia* 46, 196-200.
42. Rundel, P., Dillon, M.O., Palma, B., Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Ehleringer, J., 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13, 1-49.
43. Rundel, P., 2011. Convergence and divergence in Mediterranean-climate ecosystems, in: Billick, I., Price, M.V. (Eds.). *The ecology of place: contributions of place based research to ecological understanding*. The University Chicago Press, United States of America, pp. 93-108.
44. Rundel, P.W., Sharifi, M.R., Nilsen, E.T., Baker, G.A., Virginia, R.A., Shultz, L.M., 2014. Geomorphic landforms and plant community structure and dominance in the Central Desert Region of Baja California, México. *Madroño* 61, 105-114.
45. Schulz, N., Aceituno, P., Richter, M., 2011. Phytogeographic divisions, climate change and plant dieback along the coastal desert of northern Chile. *Erdkunde* 65, 169-187.
46. Smith, S.J., Edmonds, J., Hartin, C.A., Mundra, A., Calvin, K., 2015. Near-term acceleration in the rate of temperature change. *Nature Climate Change* 5, 333-336.
47. Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Kerkhoff, A.J., Boyle, B., Weiser, M.D., Elser, J.J., Fagan, W.F., Forero-Montaña, J., Fyllas, N., Kraft, N.J.B., Lake, J.K., Moles, A.T., Patiño, S., Phillips, O.L., Price, C.A., Reich, P.B., Quesada, C.A., Stegen, J.C., Valencia, R., Wright, I.J., Wright, S.J., Andelman, S., Jørgensen, P.M., Lacher Jr, T.E., Monteagudo, A., Núñez-Vargas, M.P., Vasquez-Martínez, R., Noltling, K.M., 2011. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography* 21, 798-808.
48. Thakur, M.P., Wright, A.J., 2017. Environmental filtering, niche construction, and trait variability: the missing discussion. *Trends in Ecology & Evolution* 32, 884-886.
49. Thuiller, W., Midgley, G.F., Hughes, G.O., Bomhard, B., Drew, G., Rutherford, M.C., Woodward, F.I., 2006. Endemic species and ecosystem sensitivity to climate change in Namibia. *Global Change Biology* 12, 759-776

50. Turner, R.M., Bowers, J.E., Burgess, M., 1995. Sonoran desert plants: an ecological atlas. The University of Arizona Press, Salt Lake City. 504p.
51. Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116, 882-892.
52. Webb, C.O., Ackerly, D.D., Kembel, S.W., 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24, 2098-2100.